

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

HENRI CHRISTIAAN VAN DER HEYDE

Docteur ès sciences (Amsterdam)

1^{re} THESE : QUELQUES PHÉNOMÈNES VITAUX EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE :

A. — L'INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE PAR LES POISSONS.

B. — LA RELATION ENTRE LES CHANGEMENTS DE LA TEMPÉRATURE ET LA GRANDEUR DE LA CHRONAXIE.

2^e THESE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues, le 14 Mai 1923, devant la Commission d'examen :

MM. LAPICQUE, *Président.*

JOLEAUD,

COMBES,

} *Examineurs.*

LIBRAIRIE UNIVERSITAIRE

Henri d'ARTHEZ

3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

1923

*Thèse
Paris
1923.*

97824.

SÉRIE A, N° 927

N° D'ORDRE

1750

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

HENRI CHRISTIAAN VAN DER HEYDE

Docteur ès sciences (Amsterdam)

1^{re} THESE : QUELQUES PHÉNOMÈNES VITAUX EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE :

A. — L'INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE PAR LES POISSONS.

B. — LA RELATION ENTRE LES CHANGEMENTS DE LA TEMPÉRATURE ET LA GRANDEUR DE LA CHRONAXIE.

2^e THESE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues, le 7⁴ Mai 1923, devant la Commission d'examen :

MM. LAPICQUE, *Président.*

JOLEAUD,

COMBES,

} *Examineurs.*

LIBRAIRIE UNIVERSITAIRE

Henri d'ARTHEZ

3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

1923

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire P. APPELL.

Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.
PRUVOT.

Emile PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
KOENIGS	Mécanique physique et expérimentale.
GOUSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER	Chimie organique.
JOANNIS	Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET	Electrotechnique générale.
WALLERANT	Minéralogie.
ANDOVER	Astronomie.
PAINLEVÉ	Mécanique analytique et mécanique céleste.
HAUG	Géologie.
H. LE CHATELLIER..	Chimie générale.
Gabriel BERTRAND..	Chimie biologique.
M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
CAULLERY	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
G. URBAIN.....	Chimie minérale.
Emile BOREL.....	Calcul des probabilités et Physique mathém.
MARCHIS	Aviation.
Jean PERRIN.....	Chimie physique.
ABRAHAM	Physique.
CARTAN	Mécanique rationnelle.
Cl. GUICHARD.....	Géométrie supérieure.
LAPICQUE	Physiologie.
GENTIL	Géographie physique.
VESSIOT	Théorie des groupes et calcul des variations.
COTTON	Physique générale.
DRICH	Application de l'analyse à la géométrie.
C. FABRY.....	Physique.
Charles PÉREZ....	Zoologie.
Léon BERTRAND..	Géologie appliquée et géologie régionale.
DANCEARD	Botanique (Enseignement P. C. N.).
LESPIEAU	Théories chimiques.
LEDUC	Physique théorique et physique céleste.
MONTEL	Mathématiques générales.
MAURAIN	Physique du globe.
WINTREBERT	Anatomie et physiologie comparées.
N... ..	Botanique.

HÉROUARD	Zoologie.
Rémy PERRIER. ..	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
SAGNAC	Physique théorique et physique céleste.
RABAUD	Biologie expérimentale.
PORTEIR	Physiologie.
BLAISE	Chimie organique.
PÉCHARD	Chimie (Enseignement P. C. N.).
AUGER	Chimie analytique.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.
GUILLET	Physique.

Secrétaire Daniel OMBECK...



A

Monsieur L. LAPICQUE

PROFESSEUR DE PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE A LA SORBONNE

Témoignage de ma reconnaissance profonde.

Venu en France pour connaître mieux la science française et la méthode de travail des savants français, je suis persuadé que nulle part ailleurs qu'au laboratoire du Professeur LAPICQUE je ne pouvais plus complètement atteindre ce but. La clarté d'esprit de ce Maître, son travail incessant et fécond resteront dans ma pensée comme un exemple à suivre. L'atmosphère cordiale de son laboratoire, l'activité qui y règne m'ont, dès le commencement, fait sentir que le séjour chez lui serait une phase importante et fructueuse dans mon développement scientifique. Aussi est-ce avec un véritable plaisir que je saisis l'occasion, qui se présente, de lui exprimer ma profonde gratitude.

C'est M. H. LAUGIER qui m'a initié à la notion de la chronaxie ; pendant mon travail j'ai toujours eu recours à ses précieux conseils. Qu'il trouve ici mes remerciements sincères.

Le travail de la première partie de cette thèse a été fait à Amsterdam, au Laboratoire de Physiologie de l'Université Libre.

Le directeur, le Professeur F. J. J. BUYTENDYK, ainsi que M. M. N. J. DIRKEN, son préparateur, ont fait tout ce qui était en leur pouvoir pour le faciliter. Qu'ils soient convaincus de ma reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Quelques phénomènes vitaux
en
fonction de la température

PREMIÈRE THÈSE

A. L'INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE PAR LES POISSONS

PREMIÈRE PARTIE

En biologie, comme en toute autre science, la réponse à une question dépend surtout de la façon de la poser. Cela est d'autant plus vrai pour la science de la vie que les phénomènes, auxquels elle s'adresse, sont plus compliqués que ceux qu'on étudie en chimie et en physique. En étudiant des moyennes de beaucoup d'expériences, faites dans des conditions variables, on peut facilement noyer un certain phénomène dans un grand nombre de chiffres. Si on se rend bien compte que ces moyennes ont une valeur statistique et rien de plus, on ne commet pas d'erreurs. Si, au contraire, on en conclut que les « lois » qu'on déduit ainsi, sont autre chose que des *règles*, on commet une faute sérieuse.

La question, discutée avec tant d'ardeur par les

physiologistes de savoir si la loi connue de VAN 'T HOFF est valable pour les processus vitaux, me semble pouvoir servir d'une façon très convaincante à démontrer qu'une modification de la méthode appliquée conduit à des résultats entièrement différents.

Une immense bibliographie existe, dans laquelle on envisage la question de savoir d'abord si les coefficients de température sont des constantes, ensuite si les écarts qu'on trouve — et personne ne doute qu'il y en a — sont dus à des erreurs d'expérimentation ou bien s'ils ont une importance théorique. Toute cette littérature a été rassemblée d'une façon scrupuleuse dans un petit livre de KANITZ (18), ce qui me dispense de donner une bibliographie très documentée sur le sujet de l'influence de la température sur les phénomènes vitaux en général.

L'auteur danois KROGH (voir p. ex. 20) dans de nombreuses recherches sur le métabolisme en fonction de la température, doute fortement de la constance du coefficient de la température pour dix degrés, qu'on appelle Q_{10} . Il observa souvent un abaissement régulier de ce coefficient avec une augmentation de la température. D'après lui l'influence de la température sur les processus métaboliques serait de double nature. D'abord le métabolisme basal augmente, c'est-à-dire « la désintégration lente et spontanée de ces constituants du muscle et des autres organes, dont l'explosion par moyen de l'influx nerveux forme l'activité du tissu ». En second lieu les processus du système nerveux

et ceux que ce système domine, sont altérés par les changements de température. Cela cause une augmentation du « tonus musculaire », c'est-à-dire de la motilité en général et par conséquent du métabolisme musculaire au fur et à mesure que la température s'élève.

KROGH s'intéresse surtout au métabolisme basal et constate que pour lui le coefficient de température s'abaisse quand la température augmente.

Il me semble qu'il n'est pas nécessaire de discuter avec beaucoup de détail la polémique sur la constance du Q_{10} entre KROGH et d'autres auteurs, parmi lesquels KANITZ et SNYDER. En effet, il s'agit dans ses recherches, d'animaux décérébrés, curarisés ou bien narcotisés, tandis que nous nous intéressons ici au métabolisme de l'animal normal, l'animal *biologique*.

Notons néanmoins, que dans quelques cas le même phénomène a été retrouvé sur des animaux normaux, ainsi par exemple chez les chrysalides que KROGH a étudié et les blattes, dont DIRKEN (9) parle dans un travail récent. Dans les deux cas il s'agit d'animaux immobiles ou presque immobiles. Les blattes, animaux nocturnes, étaient étudiés pendant la journée et pendant des périodes « à conditions étalon », c'est-à-dire sans assimilation de nourriture.

L'assimilation de l'acide carbonique par les plantes montre aussi une diminution du Q_{10} à des températures plus élevées (MATTHAEI et d'autres auteurs). On a même cru qu'ici il s'agissait d'un optimum.

Dans le mémoire suivant nous verrons qu'aussi pour la vitesse de l'excitabilité (la chronaxie) le coefficient de la température s'abaisse avec une augmentation de la température.

Le point de départ des recherches, dont cette thèse est un compte rendu, était un certain nombre de déterminations préliminaires, faites dans ce laboratoire par M. le Prof. BUYTENDYK, sur la consommation de l'oxygène par les poissons. De ces recherches il semblait résulter une différence entre la « marche » des Q_{10} chez les poissons de notre climat tempéré et chez les poissons tropicaux. Une étude plus approfondie a montré que ces phénomènes n'existaient pas.

J'ai attaqué mon problème de deux façons différentes et je crois que j'ai pu démontrer que les deux méthodes donnent des résultats qui, dans les mains d'auteurs à parti pris seraient interprétés très différemment. Je veux, par conséquent, que ce travail soit en premier lieu considéré comme une contribution à la méthode de la biologie.

Voyons d'abord ce qu'on savait sur les échanges gazeux des poissons.

Les découvertes de JEAN BERNOULLI (1690), que les poissons meurent par manque d'air dans l'eau bouillie, de LAVOISIER, sur la combustion animale et le chimisme de la respiration, et de SPALLANZANI (1803), qui voit que les constatations de LAVOISIER s'appliquent à tous les êtres vivants, sont maintenant connues de tout le monde. Je passerai également les

recherches classiques de HUMBOLDT et PROVENÇAL (1809) : bien que leurs études soient plus raffinées que celles de leurs précurseurs, leur méthode montre une faute très sérieuse : ils poursuivent l'expérience jusqu'à l'asphyxie. Or, on ne pourra guère arriver à des résultats « normaux » par une telle méthode. GRÉHANT (14 et 15) fut le premier à employer un appareil avec circulation d'eau. Sa méthode montre pourtant la même faute que celle de HUMBOLDT et PROVENÇAL. Il est intéressant de rappeler qu'il a montré que les poissons sont capables de puiser leur oxygène même d'une solution d'oxy-hémoglobine.

QUINQUAND (35), qui fut le premier à remarquer l'influence du poids du corps sur l'intensité du métabolisme et qui découvrit la respiration cutanée, ne nous donne aucune indication sur l'appareil qu'il a employé.

Vraiment classiques sont les recherches de JOLYET et REGNARD (17). Ces auteurs se sont servi d'un appareil construit selon le même principe que celui que REGNAULT et REISET (36) ont employé pour les animaux terrestres dans leurs recherches qui forment en réalité la base de nos connaissances modernes sur la respiration. JOLYET et REGNARD ont, pour la première fois, appliqué le principe de faire passer un courant d'air par l'eau dans un système fermé. De cet air on enlève l'acide carbonique produit par les animaux et on y ajoute des quantités connues d'oxygène. Comme « moteur » ils employaient le même

instrument dont j'ai fait usage dans un des appareils décrits dans ce travail.

La publication de DUNCAN et HOPPE-SEYLER (11) n'a pas ouvert de nouveaux horizons, les problèmes qu'ils ont étudiés, sont différents de ceux qui nous intéressent ici. Passons le travail de PIÉRI (32) qui tâche de démontrer que dans l'asphyxie les poissons, tout comme les plantes et les Lamellibranches produisent de l'alcool. Il nous reste alors à voir ce qu'on sait sur l'influence de la température sur la consommation d'oxygène.

Comme je viens de le dire, je ne veux pas donner ici un historique complet du problème, qu'on trouvera chez KANITZ (18). Pour les animaux à sang froid nous savons, depuis REGNAULT et REISET (36) et PFLÜGER (31), que la grandeur de leurs échanges augmente avec la température. Pourtant nous trouvons trois opinions différentes sur la nature de la relation de l'intensité du métabolisme avec la température.

Un certain nombre d'auteurs, parmi lesquels KANITZ, prétend que le Q_{10} est une constante. KROGH (20) et EGE (13), au contraire, ont trouvé l'abaissement au fur et à mesure du coefficient de la température, que j'ai discuté, pour la consommation d'oxygène par des crapauds curarisés, uréthanisés et décérébrés, ainsi que pour des chrysalides et le poisson rouge (13). En troisième lieu VERNON (41 et 43), chauffant ou refroidissant ses animaux au cours de l'expérience, a trouvé des « plateaux » dans les courbes de la pro-

duction, par des grenouilles, d'acide carbonique en fonction de la température. Il constata, qu'entre 2° et $17^{\circ},5$, dans d'autres expériences entre 12° et 17° (ou 15° et 20°), la production d'acide carbonique resta sensiblement constante. On observa une différence entre les expériences de chauffage et de refroidissement, le plateau se trouva tantôt ici, tantôt là. Nous reviendrons là-dessus dans le mémoire sur la chronaxie ; ses expériences, si sévèrement critiquées, méritent, d'après notre opinion, plus d'attention qu'on ne leur en a donné.

Quant aux échanges gazeux des poissons, RICHET (37) fut le premier à constater, d'une façon générale, que les poissons sont plus vite asphyxiés dans un vase clos à des températures plus hautes. Dans la publication de JOLYET et REGNARD (17) nous trouvons la constatation, qu'à 30° les poissons rouges consomment dix fois plus d'oxygène qu'à 2° . J'ai déjà parlé du travail de KROGH et EGE (13), je reviendrai plus tard sur les expériences de KNAUTHE (19) sur les carpes.

Des recherches préliminaires avaient démontré d'une façon très évidente qu'il y a des variations très grandes dans la consommation des mêmes poissons dans des expériences successives, même si les conditions extérieures sont rigoureusement les mêmes. Dans beaucoup de cas, les erreurs d'expérimentation étaient exclues, les titrages du liquide initial et du même liquide après le séjour des animaux ayant été faits en double. Ces irrégularités doivent probable-

ment en grande partie être expliquées par des différences de motilité. Néanmoins, j'incline à croire que ce facteur n'est pas le seul agent, l'état général de l'animal, la quantité de nourriture qu'il a reçue et peut-être encore d'autres facteurs, y jouent un rôle ; je reviendrai plus tard sur cette question. Pour le moment, il suffira de constater que des différences de 100 % à 200 % ne sont pas rares entre les chiffres obtenus pour la consommation d'oxygène par le même animal, d'un jour à l'autre.

Or, il est clair que j'ai dû trouver une méthode pour éliminer ces différences autant que possible. En faisant cela, on doit toujours se rendre compte, qu'on commet, en quelque sorte, une faute méthodologique. Si les mêmes poissons, dans certaines conditions, ont besoin de beaucoup plus d'oxygène à 5° que dans une autre expérience à 25°, on n'a pas le droit de noyer cette observation dans une masse d'expériences qui démontrent le contraire. RICHET (38), dans le livre jubilaire en l'honneur de ZWAARDEMAKER, a insisté qu'on ne peut pas calculer des moyennes qu'à la condition que le facteur étudié est le seul qui varie; en effet, agissant de la sorte, on fait des abstractions arbitraires, dont on ne sait ni l'importance ni la valeur. Néanmoins, il m'a paru avoir un certain intérêt d'obtenir de tels chiffres. J'ai déterminé la consommation d'oxygène plutôt que la production d'acide carbonique, parce qu'il me semble qu'elle donne une mesure plus directe des processus métaboliques. En effet, l'acide carbonique

peut, dans beaucoup de cas, être retenu dans le sang sous forme de carbonates ou bicarbonates ; dans d'autres cas, une diminution du P_{H_2O} du sang par des processus quelconques donne lieu à une libération de CO_2 , qui n'est pas un produit du métabolisme de l'animal au moment de l'expérience. On a, en effet, remarqué cela à propos des travaux de VERNON (41), dont je viens de parler.

Il y a encore une raison plus grave. Une molécule-gramme de CO_2 a une valeur tout à fait différente, quand elle provient de la combustion par exemple de graisses ou bien d'hydrates de carbone. L'oxygène, qui est en partie changé en CO_2 , en partie en H_2O , donne donc une mesure plus directe de l'intensité du métabolisme.

Pour l'étude des échanges gazeux des animaux aquatiques, on a déjà construit un grand nombre d'appareils divers. Le dispositif prototypique de JOLYET et REGNARD (17) a été modifié et amélioré par beaucoup d'auteurs. Le principe de leur méthode consiste en ce qu'un volume connu d'air passe continuellement dans l'eau où les animaux se trouvent et y retourne après avoir abandonné l'acide carbonique produit par les animaux et récupéré la quantité d'oxygène qui avait disparu.

L'appareil de BOUNHOL (3 et 4) est à peu près parfait dans ce genre.

Celui de ZUNTZ (46), aussi basé sur le même principe, est d'une telle complexité, qu'on ne comprend guère qu'il puisse donner des résultats aux-

quels on peut se fier. Le grand inconvénient de cette méthode consiste notamment en ceci qu'on n'est jamais complètement sûr qu'il n'y a pas de fuites. Si ZUNTZ donc propose de remplacer l'appareil de JOLYET et REGNARD par le sien, parce qu'il a peur de fuites d'air dans le petit ballon en caoutchouc, il oublie qu'il y a dans son dispositif une centaine d'endroits où elles peuvent se produire. L'appareil de ROQUES (39), qui est arrivé à la conclusion que « le seul procédé vraiment physiologique est celui de la circulation fermée », appartient aussi à cette catégorie, ainsi que celui de PÜTTER (33).

Si on veut étudier les échanges gazeux d'un animal dans leur ensemble (s'intéressant par exemple au quotient respiratoire), je crois qu'il est indispensable de choisir un des appareils du type JOLYET-REGNARD ; si, au contraire, on ne s'adresse qu'à la consommation d'oxygène, on fait mieux d'éviter les analyses et calculs compliqués qu'ils nécessitent.

Les appareils de VERNON (42) et celui de GRÉHANT (15), dans lesquels on remplace continuellement l'eau contenue dans la chambre aux animaux pour faire des essais sur l'eau qui sort, nécessitent de même un grand nombre d'analyses. Aussi, dans celui de VERNON, est-on forcé de permettre à l'eau d'entrer en contact avec l'air. D'ailleurs, je ferai remarquer que l'appareil que je vais décrire, n'est qu'une combinaison des deux principes. L'appareil de DISSARD (10) est aussi du même genre que ceux de VERNON et

de GRÉHANT. Il me semble néanmoins, qu'il a encore beaucoup plus de sources d'erreurs.

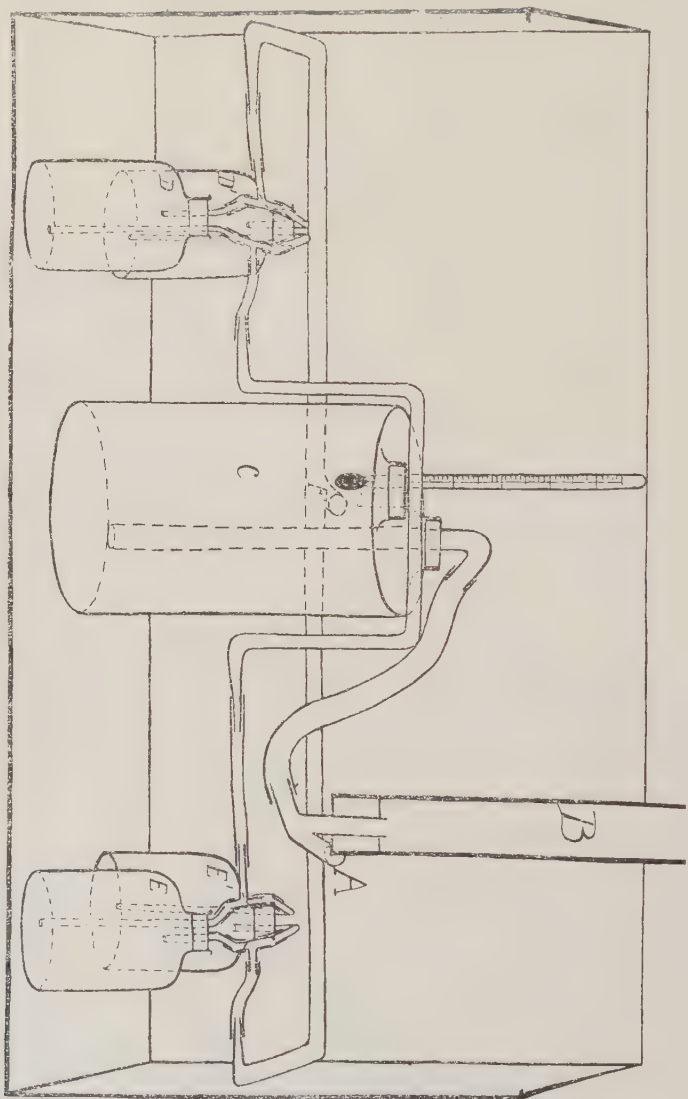
Plutôt que d'employer un de ces nombreux appareils, ne désirant pas étudier les échanges gazeux complets, mais seulement la consommation d'oxygène, j'ai construit l'appareil de la Fig. 1. Il a l'avantage d'être à peu près complètement en verre. Ainsi, il est très facile de le démonter et nettoyer régulièrement. Ceci est absolument nécessaire. Le développement d'une couche d'algues ou de bactéries fausserait, comme ZUNTZ (46) l'a exposé, nos résultats en raison de leur production ou consommation d'oxygène.

Le caoutchouc absorbe sans doute de l'oxygène, ainsi que des expériences faites dans ce but l'ont montré. Pour cette raison, il est extrêmement désirable de limiter l'emploi de tubes en caoutchouc, sauf aux endroits où ils sont absolument nécessaires pour rendre possible des mouvements d'une partie par rapport à l'autre. Dans l'appareil que voici, la quantité d'oxygène consommé par les tubes tombe dans les limites d'erreur, ainsi qu'une expérience de contrôle l'a démontré.

Le principe de notre appareil est d'avoir une circulation constante d'eau dans un système de bouteilles sans contact avec l'air. On ne pourrait pas employer un moteur ordinaire comme force motrice du système. D'abord, l'huile lubrifiante aurait un effet sur les titrages de l'oxygène selon la méthode de WINKLER, et rendrait l'application de cette méthode tout à fait

impossible. Deuxièmement, les métaux, par exemple

Fig. 1 — Appareil pour l'étude de la consommation d'oxygène par les animaux aquatiques.



le cuivre, qui, du moins partiellement, passeraient

en solution dans l'eau circulante, auraient un effet nuisible sur les poissons. Pour une seule expérience cet effet serait probablement nul, mais si on fait usage des mêmes poissons pour toute une série d'expériences, les animaux ne seraient plus « normaux ». Enfin, on ne pourrait guère éviter des pertes d'eau ou l'entrée de bulles d'air.

Pour ces raisons, j'ai dû trouver un autre moyen. J'ai fait usage de la même machine que JOLYET et REGNARD ont employée, sans d'ailleurs à ce moment connaître leur dispositif. C'est un petit modèle qu'on emploie souvent pour des démonstrations de l'activité cardiaque, dans lequel des valvules en verre fonctionnent comme celles du cœur. Un petit ballon en caoutchouc était comprimé et relâché 44 fois par minute par un moteur électrique. Il n'est d'ailleurs pas nécessaire d'insister sur ce dispositif ; toute autre pompe donnant une circulation suffisante pourrait la remplacer.

Un tel instrument ne peut jamais être utilisé dans un système de tubes rigides. Même le cœur, plus parfait que nos imitations défectueuses, ne pourrait accomplir sa fonction, si les artères n'avaient pas leur élasticité remarquable. Un petit ballon en caoutchouc, très élastique, chargé d'un poids, pourrait être attaché à l'appareil entre la pompe et la chambre aux animaux ; pour les raisons données auparavant, j'ai voulu limiter l'emploi de caoutchouc à ce qui était absolument nécessaire.

La Fig. 1 montre (B) l'instrument tel que je l'ai

employé définitivement : un tube long en communication libre avec l'air, dans lequel l'eau est toujours maintenue à une certaine hauteur et couverte d'une couche d'huile de paraffine (paraffinum liquidum) d'à peu près 8 cm. Le niveau de l'eau dans ce tube était toujours plus haut que celui du réservoir. Ainsi, j'avais un indicateur très sensible des fuites dans le système : s'il y en avait une, l'eau de ce tube s'abaissait en peu de temps jusqu'au niveau normal du système.

Ce dispositif nous permet aussi de mesurer la quantité de liquide déplacé par unité de temps par l'appareil. Avant de pouvoir entrer dans la chambre aux animaux C, l'eau est forcée de passer dans ce tube, puis elle le quitte. Cette quantité était environ 350 cm³ par minute.

Nous voyons maintenant nettement comment l'appareil fonctionne. L'eau, sortant de la pompe, passe dans le tube B, puis dans la chambre des animaux C. On pourra supposer que dans cette chambre l'eau est tout à fait homogène. D'abord, les poissons — au nombre de 7-10 — par leurs mouvements incessants dans toutes directions, causent un mélange très complet ; puis l'eau entre au fond de la chambre et sort par la partie supérieure. Passant ensuite par les bouteilles à échantillon D, D', E et E', elle sort par le tube F et entre de nouveau dans la pompe. Ce dispositif nous permet d'obtenir des échantillons de l'eau à tout moment, *sans aucun contact avec l'air*,

en serrant simplement les petits tubes en caoutchouc et en enlevant la bouteille.

L'eau du bain dans laquelle l'appareil était plongé, était mélangée par un courant d'air. D'ailleurs, il est tout à fait facile de maintenir le volume énorme d'eau auquel nous avons affaire ici, à une température déterminée.

Voici la marche normale d'une expérience. Après que le réservoir avait été chauffé ou refroidi à la température désirée, les poissons étaient mis dans le bain dans un récipient grillagé. Ainsi on était sûr qu'ils étaient en équilibre avec la température dès le commencement de l'expérience. En même temps l'appareil fut fermé et mis sous pression. Alors on déclencha le moteur, afin de mélanger l'eau dans l'appareil. On laissait échapper les bulles d'air, s'il y en avait. En faisant cela on doit évidemment d'abord serrer le tube entre B et C. Le moteur était arrêté et les animaux mis dans la chambre. Un quart d'heure après — pendant cette période le moteur était mis de nouveau en action — on serrait les tubes menant aux bouteilles D et D'. On croyait qu'à ce moment la différence « normale » de pression de l'oxygène dans la chambre et les bouteilles à échantillon était établie. L'expérience commença à ce moment. Des lectures de la température étaient régulièrement prises. On ne continua jamais l'expérience pendant plus de temps qu'il n'était nécessaire pour faire disparaître à peu près 40 % de l'oxygène initial. La fin de l'expérience était marquée par le

moment où on serrait les tubes menant aux bouteilles E et E'.

Les dosages d'oxygène dans les échantillons étaient faits selon WINKLER (44), méthode suffisamment connue. L'oxygène est absorbé quantitativement par l'oxydule de manganèse, formé à l'instant même de MnCl_2 et KOH. Plus tard il sert à oxyder l'acide iodhydrique, formé par l'interaction d'acide chlorhydrique et d'iodure de potassium. La quantité d'iode formé indique directement la quantité d'oxygène et peut être titré avec le thiosulfate de soude.

A l'aide de notre appareil j'ai fait deux séries d'expériences, une sur des carpillons ordinaires (*Cyprinus carpio* L.), espèce connue, l'autre sur des *Polycentris Schomburghi*. Müll. Fr. ¹⁾, espèce appartenant aux Nandidæ, une petite famille de poissons des eaux douces de l'Amérique méridionale. Des deux espèces, j'ai employé des exemplaires jeunes. Les petits *Polycentris* sont des animaux très sensibles à des changements de température. Dans leur peau semblent se trouver un grand nombre de mélanophores, qui causent de grandes variations de couleur. Quand on fait passer les animaux, complètement noirs, d'un bain de 18° dans un autre à 21°, ils pâlisent visiblement et après quelques minutes ils sont tout à fait blancs. En outre, on obtient le même

¹⁾ Je tiens à remercier ici M. le Dr C. KERBERT, directeur du Jardin Zoologique : « Natura Artis Magistra », ainsi que M. A.-F.-J. PORTHELLE, qui ont bien voulu mettre à ma disposition un grand nombre de poissons des régions tropicales.

effet en les excitant, par exemple en les chassant dans l'aquarium.

Les tableaux 1 et 2 représentent les résultats des deux séries d'expériences. Les poissons de nos régions meurent à 30° — voir aussi MAUREL et LAGRIFFE (25) — tandis que beaucoup d'espèces tropicales ne supportent pas de descendre à 10°. Ces faits ont limité mes observations à quatre températures dans le cas des *Polycentris*, à cinq dans le cas des carpes.

Les *Polycentris*, laissés par négligence dans l'appareil, sont morts après la première expérience à 30°.

Dans les tableaux les chiffres indiquent le nombre de cm³ d'oxygène, consommés par K.G.-heure. Dans la première colonne j'ai indiqué le produit du nombre d'heures totales et d'animaux, chiffre qui indique de cette façon la « valeur » d'un point de vue de statistique des résultats.

TABLEAU 1

Consommation d'oxygène en cm³ par K.G.-heure
par *Cyprinus carpio* à différentes températures.

Temp.	Animaux- heures	Exp. 1	Exp. 2	Exp. 3	Exp. 4	Moyennes
5°	140	51,2	48,4	44,9	60,6	51
10°	133	78,0	79,7	96,8	101,7	89
15°	100	147,3	173,4	148,0	156,0	156
20°	84	237,6	231,8	210,8	197,1	219
25°	42	380,6	342,7	349,1 ¹⁾	323,4	349

¹⁾ Je parlerai plus tard de ce chiffre.

Dans la discussion des chiffres de nos tableaux nous omettons pour le moment quelques irrégularités et une certaine « marche » que j'ai cru pouvoir y reconnaître. Celles-là nous occuperont dans la deuxième partie de ce travail. Quant à la question de la constance du Q_5 et Q_{10} , j'ai rassemblé dans le tableau 3 les valeurs qu'on peut calculer avec nos chiffres. Nous voyons que ces facteurs sont sensible-

TABLEAU 2

Consommation d'oxygène en cm^3 par K.G.-heure
par *Polycentris Schomburghi* à différentes températures.

Temp.	Animaux- heures	Exp. 1	Exp. 2	Exp. 3	Exp. 4	Moyennes
15°	92	89,3	95,6	95,6	111,4	98
20°	86	153,1	203,2	147,8	177,6	170
25°	65	184,3	261,3	215,8	261,3	231
30°	15	328,5	—	—	—	—

TABLEAU 3

Les Q_5 et Q_{10} des expériences des tableaux 1 et 2.

Carpes			Polycentris ¹⁾		
Temp.	Q_5	Q_{10}	Temp.	Q_5	Q_{10}
5°	1,75	3,06	15°	1,71	2,92
10°					
15°					
20°					
25°	1,40	1,96	25°	1,20	1,44
25°	1,60	2,56	30°	1,78	3,17

¹⁾ Nous n'avons utilisé que les premiers chiffres pour des raisons qu'on comprendra plus tard.

ments constants dans les limites biologiques « normales ». On a parfois donné des chiffres beaucoup plus irréguliers que ceux-ci comme « constantes ». Or, le Q_{10} se trouve aussi entre 2 et 3, ce qui, d'après une hypothèse plus ou moins généralement admise, prouverait qu'il s'agit ici de processus chimiques, ce qui est, d'ailleurs, évident.

Les chiffres de nos tableaux sont assez réguliers, très réguliers même, quand on les compare aux chiffres, que l'on obtient avec un seul animal. En outre, les coefficients de la température sont des constantes et ont la valeur à laquelle on s'attend. Dans la seconde partie de cette publication nous verrons que cette régularité est pour ainsi dire un résultat de la méthode employée. Le très grand nombre d' (animaux-heures) a effacé tous les phénomènes dont nous parlerons plus tard. Pour le moment nous pouvons en conclure que, d'une façon générale *la consommation d'oxygène par les poissons suit la loi de VAN 'T HOFF*.

Néanmoins, il y a une petite irrégularité que je veux signaler. C'est l'abaissement du Q_{10} entre 15° et 20° pour les carpes, entre 20° et 25° pour les *Polycentris*. Dans des recherches que j'ai faites antérieurement (16) sur l'excrétion urinaire des grenouilles en fonction de la température, le même phénomène s'est montré. Je ne l'avais pas remarqué alors, et ce n'est qu'après l'avoir constaté chez les poissons, que j'ai consulté ces chiffres. On trouvera les données de ces trois séries d'expériences dans le petit tableau 4.

Après chaque chiffre on a indiqué les intervalles de température.

TABLEAU 4

Abaissement du coefficient de température, Q_{10} ,
à la température « normale ».

Polycentris	Cyprinus	Rana
2,92 (15°-20°)	3,06 (10°-15°)	1,6 (1°-11°)
1,44 (20°-25°)	1,96 (15°-20°)	1,56 (11°-21°)
3,17 (25°-30°)	2,56 (20°-25°)	3,6 (21°-31°)

La « marche » de ces trois séries de chiffres montre sensiblement le même phénomène : d'abord un abaissement du coefficient en passant des températures basses aux températures « normales », puis une hausse, qui est d'autant plus marquée dans le cas des grenouilles parce que la limite vitale a été approchée de plus près dans ce cas.

Il faut aussi remarquer que l'abaissement entre 15° et 25° pour les carpes, se trouve entre 20° et 25° pour les *Polycentris*, ce qui serait un très bel exemple d'une adaptation biologique.

Je n'aurais pas insisté sur ce phénomène si je n'avais pas remarqué qu'il se trouve dans la littérature un nombre assez grand d'observations analogues. Je mentionnerai d'abord les expériences de KNAUTH (19) avec l'appareil de ZUNTZ, qui n'ont paru dans aucun journal et ont seulement été publiées par CRONHEIM, dans le Handbuch de OPPENHEIMER. Pour cette raison, je ne les avais pas

remarquées ; je fus agréablement surpris de voir que cet auteur avait observé la même chose pour les carpes, aussi bien pour leur consommation d'oxygène que pour l'excrétion de matières azotées ; entre 13° et 18° on voit nettement un abaissement de la courbe.

On sait qu'on a souvent discuté les résultats de VERNON en raison des changements extrêmement rapides de température auxquels il a soumis ses animaux. Je reviendrai sur cette question dans le deuxième mémoire. Pourtant, je veux rappeler qu'il a aussi trouvé une espèce de stagnation entre 12° et 17° dans la production d'acide carbonique par la grenouille et d'autres animaux. Il se peut, néanmoins, que l'explication que je donnerai plus tard, soit préférable.

Sans d'ailleurs pouvoir entrer en détails, je veux rappeler qu'une même période a été trouvée par C.-J. MARTIN, chez *Cyclodus gigas*, un lézard, et par SLOWOTZOFF, chez quelques insectes.

Il me semble donc qu'on n'est pas justifié à ne pas faire attention à ce grand nombre de données.

DEUXIÈME PARTIE

Le problème que nous envisageons, aurait pu être posé différemment. Les chiffres obtenus dans la première partie de ce mémoire sont le résultat d'expériences dans lesquelles on changea brusquement

la température de l'eau dans laquelle les animaux vivaient. Entre deux séries d'expériences on attendait au moins quatre jours avant de reprendre l'étude. Or, nous savons que les réactions de notre organisme par une chaude journée de printemps sont différentes de celles au cœur de l'été, même quand il fait beaucoup plus chaud. Je me rends bien compte qu'un tel parallèle n'est pas tout à fait justifié : il s'agit ici du réglage de la température de notre corps.

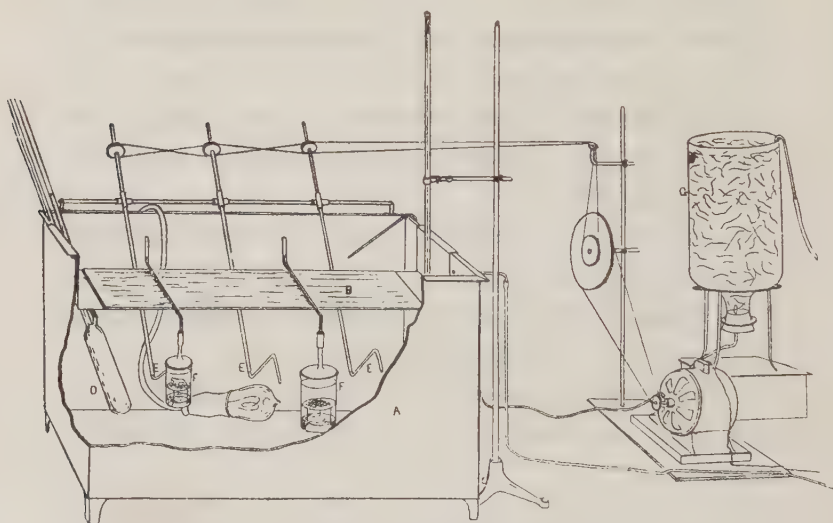


FIG. 2. — Appareil de Birken.

Les animaux à sang froid n'ont rien de comparable. Pourtant on se demande si, chez eux, on ne trouve aucun phénomène d'adaptation ou d'accoutumance et s'ils sont en réalité abandonnés sans moyens de défense aux changements de température de leur ambiance,

Pour l'étude des réactions individuelles et de l'influence des changements de la température sur nos animaux, je me suis servi d'un appareil, récemment décrit par DIRKEN (9), que montre la Fig. 2.

Il se compose essentiellement d'un thermostat A, en métal, et recouvert extérieurement d'une couche d'amiante, et d'un appareil régulateur de la température, que la figure ne donne pas. Sur une plaque absolument horizontale B, suspendue dans le thermostat, se trouve une graduation (en mm.) ; on y suspend des flacons à respiration F, dont les tubes capillaires sont maintenus perpendiculaires à la graduation par des rainures correspondantes dans les deux bords verticaux de la plaque B. Les flacons et les tubes capillaires qui y sont attachés, (ayant une longueur totale d'à peu près 25 cm.), n'étant pas assez lourds pour être immergés dans l'eau, on attache une plaque de plomb au flacon (voir Fig. 3 B) et un petit poids en plomb à l'autre extrémité du tube capillaire (voir Fig. 3 C).

La température est lue sur deux thermomètres situés aux deux extrémités de l'appareil, dont la cuvette se trouve au niveau des flacons. L'agitation de l'eau se fait par trois agitateurs E, qui se meuvent dans un plan incliné et sont mis en mouvement par un petit moteur électrique. De cette façon le mélange est absolument complet, ainsi qu'on peut le voir en observant les mouvements de petits particules en suspension dans le liquide.

Pour le chauffage, on emploie une lampe élec-

trique à filament de carbone C, qui s'allume ou s'éteint automatiquement. Dans le régulateur D une colonne de mercure entre en contact avec un fil très mince de platine dans un des tubes qu'on y voit, un capillaire, aussitôt que le bain se chauffe trop. Un circuit électrique est alors fermé sur un petit electro-

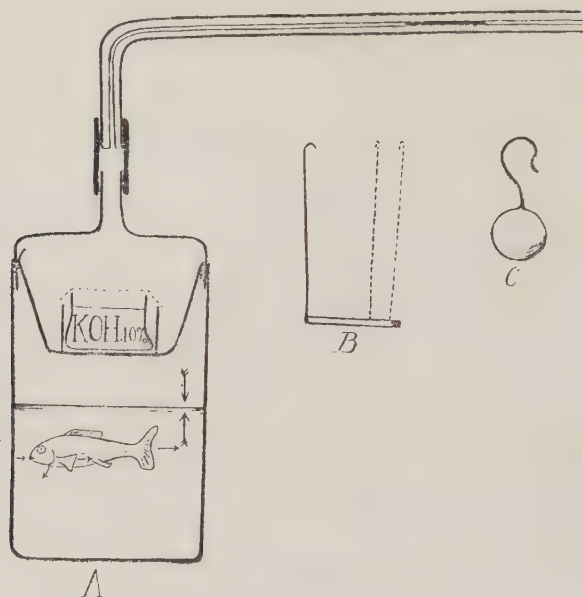


FIG. 3. — Un des flacons à respiration avec accessoires.

aimant qui attire son armature, ainsi se ferme un circuit possédant une force électromotrice plus grande. Ce dernier courant, une fois établi, met en mouvement un deuxième relais qui rompt la connection de la lampe avec le courant de la ville.

Par ce dispositif, on évite de passer un courant

trop fort par le régulateur D : on a même toujours employé des accumulateurs à peu près épuisés, qui pouvaient tout juste mettre en mouvement le premier relais. D'où suppression d'étincelles qui pourraient jaillir entre le mercure et le fil de platine après rupture du circuit et salir la surface du mercure.

Ce système régulateur maintient la température du bain constante à quelques centièmes de degré centigrade près pendant une journée entière.

Pour des températures au-dessus d'environ 20° — ceci dépend naturellement de la température ambiante —, il est nécessaire d'ajouter une deuxième lampe qui brûle constamment. Pour des températures inférieures à celle de la chambre on doit faire entrer un courant d'eau froide du réservoir de glace G. L'excès d'eau s'écoule automatiquement ainsi que la figure l'indique.

DIRKEN n'a fait usage de cet appareil que pour des animaux terrestres ; je serai donc obligé de démontrer qu'il peut également être employé pour des animaux aquatiques. Regardons dans ce but la Fig. 3, qui montre un des flacons à respiration, comme je je les ai utilisés.

Le poisson nage dans 60 cm³ d'eau, autant que l'espace le lui permet. Au-dessus de l'eau est suspendu un récipient, aussi grand que possible dans l'espace donné, contenant du KOH à 10 %. Ce récipient est suspendu au couvercle par quatre fils de

métal élastique ; il est couvert d'une petite grille avec de grandes ouvertures ¹⁾).

Le problème qui se pose, est évidemment de savoir si, à un moment donné, le changement du volume d'air par unité de temps, $\frac{dV}{dt}$, qui est indiqué par le mouvement d'une gouttelette de pétrole dans le tube capillaire et qui est observé et mesuré au moyen de la graduation, sera égal à la consommation de gaz du poisson par unité de temps. Appelons cette consommation *c*.

Ce problème, qui à première vue semble excessivement complexe, est en réalité assez simple. Il y a deux choses qui nous en facilitent la solution.

D'abord, on pourra supposer que l'eau est homogène.

En effet, le poisson cause trois courants distincts, que j'ai indiqués schématiquement dans la Fig. 3.

On sait qu'un courant passe par la bouche et les ouies, fournissant l'oxygène et enlevant l'acide carbonique. D'après les chiffres que PÜTTER donne, un poisson déplace de cette façon 0.3 - 1.7 fois son volume d'eau par minute. Puisque nous avons affaire ici à des petits poissons, qui consomment relativement beaucoup d'oxygène et que, d'autre part, nos expériences ont surtout été faites à des températures

¹⁾ Certains poissons tropicaux, qui ont l'habitude de sauter hors de l'eau, avaient, au début de cette étude, été trouvés morts dans le récipient de KOH.

élevées ¹⁾, je prendrai le chiffre arrondi de 1.5. Supposons en outre que le volume moyen de nos poissons soit de 3 cm³. Nous voyons alors que dans *un quart d'heure* au plus le volume total de l'eau, dans laquelle le poisson nage, passe par les ouïes, attiré des divers coins du petit flacon et expulsé dans diverses directions.

En deuxième lieu les nageoires pectorales sont toujours en mouvement, éloignant l'eau qui sort des branchies. Même quand l'animal est en repos à peu près complet — ce qui n'arrive que rarement dans un appareil où des lampes s'allument et s'éteignent — leur jeu rythmique ne cesse pas. Il me manque des chiffres sur ce courant. Néanmoins, un simple raisonnement nous permet de conclure que pour remplir sa fonction, il doit être au moins aussi fort que le courant passant par les ouïes.

Troisièmement, le poisson ne se repose que rarement et nage autant que l'espace étroit le lui permet. Toutes les nageoires sont alors en mouvement et surtout la nageoire caudale doit mélanger l'eau effectivement, puisque l'animal est toujours forcé de tourner autour de lui-même.

Pour avoir une idée concrète sur le mélange, j'ai fait quelques expériences de contrôle. J'ai mis deux poissons dans un petit flacon de la même forme que ceux employés pour les expériences. Une fois que

¹⁾ Le rythme respiratoire des poissons, d'après KUPER (22) et BAGLIONI (1), suit la loi de VAN 'T HOFF.

l'animal parut tout à fait à son aise, on ajouta une goutte d'une solution de bleu de méthylène dans un des coins. Un petit gardon, animal très vif, mélangeait 100 cm^3 d'eau dans une minute (10 expériences) ; un poisson rouge, très paresseux, donna les chiffres suivants (en minutes) : 2, 2, 2, 4, 5, 5, 6, 10, 10, 13 (moyenne 5,9 min.).

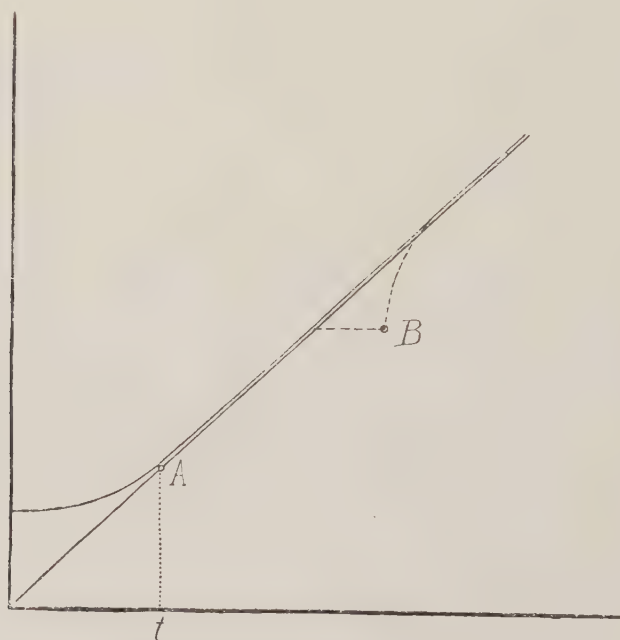


FIG. 4. — Schéma, représentant le mouvement de la gouttelette.

Je crois donc que nous pouvons sans scrupules dans nos calculs considérer l'eau comme homogène par rapport aux gaz dissous, d'autant plus qu'un retard du processus de l'invasion de l'oxygène sera toujours rattrapé. Regardons dans ce but la Fig. 4

où la droite représente la consommation de ce gaz par le poisson en fonction du temps, la courbe le mouvement de la gouttelette, que je discuterai plus tard. Supposons qu'à un moment donné le poisson cesse de mélanger l'eau. La gouttelette reste alors sur place et ne montre que des mouvements correspondants à ceux du vaisseau de contrôle. A un moment donné, B, il recommence brusquement à nager, établissant ainsi un mélange complet. La différence de pression de l'oxygène dans l'air et dans l'eau sera alors plus grande que le ΔP nécessaire pour donner le mouvement indiqué par la droite et la goutte rattrape le retard, comme la figure l'indique.

L'acide carbonique, produit par l'animal, passera d'abord dans l'eau. Arrivé dans l'air, tout comme dans les expériences de DIRKEN, il sera absorbé dans la lessive, qui est d'une concentration très forte. Le problème qui se pose ici, n'est en aucune façon différent de celui des expériences sur les animaux terrestres et est négligeable par rapport à l'oxygène, parce que le coefficient de diffusion du CO_2 est beaucoup plus grand que celui du O_2 . Au dessus de lessive d'une certaine teneur, la tension partielle du CO_2 ne peut pas dépasser une certaine valeur, tout excès est absorbé. Il est important de rappeler que la teneur actuelle de CO_2 de l'air n'a aucune influence sur les résultats, puisque, comme nous le mentionnerons plus tard, on a toujours attendu une heure et demie avant de commencer une expérience, afin qu'un équilibre parfait s'établisse.

Ainsi, il est évident que nous n'avons qu'à tenir compte de l'oxygène et de la rapidité de sa diffusion. Or, il est clair, qu'au commencement la quantité qui entre dans le liquide, n'est pas du tout égale à celle que le poisson consomme. D'autre part, nous voyons également que la différence de pression de l'oxygène dans l'air et celle dans l'eau, ΔP , ne cessera de s'augmenter qu'au moment où les deux se balanceront. Ainsi, la courbe de la quantité entrant dans le liquide en fonction du temps aura l'allure, que représente la Fig. 4. Pour le mathématicien ces deux lignes ne se confondent que dans l'infini. Pour le physiologiste comme pour le physicien, elles se réunissent en A et il s'agit évidemment de trouver le temps t , qui correspond à ce point. En outre, il sera intéressant de calculer le ΔP , qui est en réalité nécessaire pour que l'appareil indique exactement la consommation d'oxygène de l'animal. De cette façon nous saurons si les poissons ont à leur disposition une tension « normale » d'oxygène.

Appelons c la consommation d'oxygène en cm^3 par heure, γ le coefficient de diffusion (d'après la définition de BOHR (2)) de l'oxygène sous les conditions normales de température et de pression barométrique, ΔP la différence de pression de l'oxygène dans l'air et dans l'eau, s la surface de l'eau en cm^2 . La condition d'équilibre du système sera alors :

$$\frac{c}{60} \cdot dt = \frac{\gamma \cdot \Delta P \cdot s}{760} dt \quad ^1),$$

¹⁾ D'après la définition classique de BOHR, le coefficient d'invasion

d'où nous trouvons :

$$\Delta P = \frac{c \cdot 760}{60 \cdot \gamma \cdot s}.$$

D'après la détermination de EGE (12) le

$$\gamma_{O_2} = 0.029 \pm 0.0019 \text{ à } 17^\circ \text{ C.}$$

Or, BOHR a trouvé que ces coefficients ne changent pas sensiblement entre 5° et 30° . Prenons donc ce chiffre.

Le diamètre des flacons étant à peu près 5 cm — il va sans dire qu'il y a des légères différences entre l'un et l'autre — s sera évidemment

$$\frac{3.14}{4} \cdot 25 \text{ cm}^2.$$

Pour la consommation, nous prenons le chiffre arrondi de 150 mm³.

Nous trouvons alors :

$$\Delta P = \frac{0.150 \cdot 760}{60 \cdot 0.029 \cdot \frac{3.14}{4} \cdot 25} = 0.0044 \times 760 \text{ mm.}$$

Si nous nous rappelons que dans l'atmosphère la pression de l'oxygène est environ 0.208×760 mm., nous voyons que nos poissons sont dans une condition tout à fait normale. L'observation de leur conduite au moyen d'un miroir périscopique m'a aussi montré que les animaux ne viennent pas plus souvent à la surface — signe infailible qu'il leur manque d'oxygène — que normalement. D'ailleurs, les chiffres de WINTERSTEIN (45) et ceux de Duncan et

représente le nombre de cm³ qui passent pendant une minute — ceci explique le facteur 60 — par un cm², sous une pression d'un atmosphère du gaz.

HOPPE-SEYLER (11) prouvent que même si la pression de l'oxygène dans l'eau s'abaisse jusqu'à 0,02, quelquefois même 0,004 atmosphères, ils continuent à vivre (*Leuciscus* et *Tinca*).

Calculons maintenant le temps t^1). D'après la loi de BOYLE-GAY-LUSSAC, que nous pouvons employer ici, supposant en première approximation que nous avons affaire à un gaz parfait 2), nous savons que $P. V = R. T$.

Supposons pour notre calcul que nous opérons à 15° . Si nous exprimons V en litres, P en atmosphères. $R. T$ aura alors pour une molécule-gramme de gaz (c'est-à-dire : 22.412 L. à 0° C. et 760 mm. de mercure) la valeur : $0.08207 \times 288 = 23.645^3$). Pour un gramme d'oxygène nous trouvons donc : 0.739 (le poids moléculaire de l'oxygène étant 32). Si nous exprimons V en cm^3 et P en mm. de mercure, nous trouvons :

$$1000 \times 760 \times 0.739 = 561640,$$

une valeur que nous appellerons K .

Nous pouvons alors écrire les deux équations :

$$\begin{array}{ll} P. V = K. G & \text{pour l'air,} \\ \text{et} \quad p. v = K. g & \text{pour l'eau,} \end{array}$$

¹) Je dois beaucoup à l'obligeance de M. L. MAZOUÉ et à celle de M. D. MAC GILLAVY, qui se sont occupé de quelques détails mathématiques.

²) En faisant cela nous ne faisons certainement qu'une erreur ne dépassant pas 1 % et nous évitons l'emploi de la formule compliquée de VAN DER WAALS.

³) Voir à ce propos le *Recueil de Constantes Physiques*, de la Société Française de Physique. Gauthier-Villars, Paris, 1913, p. 242.

où G et g représentent les quantités d'oxygène présentes.

Dans ces deux formules j'ai souligné les constantes. La pression P ne reste pas tout à fait constante en raison de la disparition de l'oxygène de l'air. Le volume total de l'air était 90 cm^3 . On trouve là-dedans, comme l'on sait, 18 cm^3 d'oxygène. La consommation mesurée était en général de l'ordre de grandeur de $0,5 \text{ cm}^3$. L'erreur causée par la disparition d'une partie de l'oxygène serait donc à la fin de l'expérience environ $2,7 \%$. Parce que d'une part des processus de diffusion compensatoires auront lieu, d'autre part nous prenons une moyenne de quatre heures et demie, cette erreur ne dépassera pas 1% du résultat final.

Par une simple différenciation on obtient :

$$P. dV = K. dG \quad (1)$$

$$v. dp = K. dg \quad (2)$$

Or, nous voyons que l'augmentation de G , dG , est :

$$dG = - \frac{\gamma \cdot (P-p) \cdot s}{760} \cdot dt, \quad (3)$$

c'est-à-dire ce qui entre dans le liquide.

L'augmentation de g , dg , dépend d'abord de la consommation du poisson, puis de la diffusion :

$$dg = -a \cdot dt - dG = -a \cdot dt + \frac{\gamma \cdot (P-p) \cdot s}{760} \cdot dt, \quad (4)$$

si nous désignons par a la consommation du poisson en grammes par unité de temps.

(2) et (4) donnent :

$$v. dp = -a \cdot K \cdot dt + \frac{\gamma \cdot K \cdot (P-p) \cdot s}{760} \cdot dt, \quad \text{d'où}$$

$$\frac{dp}{dt} + \frac{\gamma \cdot K \cdot s}{v \cdot 760} \cdot p = - \frac{a \cdot K}{v} + \frac{\gamma \cdot K \cdot s}{v \cdot 760} \cdot P. \quad (5)$$

Une intégration de la formule (5) nous donnera évidemment p en fonction de t . Ecrivons la :

$$\frac{dp}{dt} + Ap = B, \text{ et posons } p = z \cdot e^{-A \cdot t}.$$

$$\frac{dp}{dt} \text{ sera alors : } \frac{dz}{dt} \cdot e^{-A \cdot t} - z \cdot A \cdot e^{-A \cdot t}.$$

Substituant ces valeurs, nous avons :

$$\frac{dz}{dt} = B \cdot e^{A \cdot t} \text{ d'où } z = \frac{B}{A} \cdot e^{A \cdot t} + C.$$

L'intégration générale de notre expression sera alors :

$$p = \frac{B}{A} + C \cdot e^{-A \cdot t},$$

d'où, en remplaçant A et B par leurs valeurs, nous avons :

$$p = P - \frac{a \cdot 760}{\gamma \cdot s} + C \cdot e^{-\frac{\gamma \cdot K \cdot s}{v \cdot 760} \cdot t} \quad (6)$$

Au temps $t=0$, p aura évidemment la valeur initiale, c'est-à-dire la valeur normale de la pression d'oxygène dans de l'eau à 15° , que nous appellerons P' .

Nous voyons donc, que

$$P' = P - \frac{a \cdot 760}{\gamma \cdot s} + C, \text{ d'où}$$

$$C = P' - P + \frac{a \cdot 760}{\gamma \cdot s}$$

L'intégration de (5) nous a donc donné :

$$p = P - \frac{a \cdot 760}{\gamma \cdot s} + \left(P' - P + \frac{a \cdot 760}{\gamma \cdot s} \right) \cdot e^{-\frac{\gamma \cdot K \cdot s}{v \cdot 760} \cdot t} \quad (7)$$

Combinant (1), (3) et (7), nous trouvons :

$$P. dV = -K. a. dt + \frac{K. \gamma. s.}{760} \cdot \left(p' - p + \frac{a. 760}{\gamma. s} \right) e^{-\frac{\gamma. K. s.}{v. 760} \cdot t} \cdot dt.$$

Supposons qu'à un moment donné la seconde partie du second membre soit = 0, nous voyons qu'alors

$$P. dV = -K. a. dt, \text{ d'où } -\frac{dV}{dt} = \frac{K}{P} \cdot a.$$

Puisque $\frac{K}{P} \cdot a = c$, nous comprenons que dans ce cas l'appareil fonctionnerait de façon à indiquer par la diminution de V par unité de temps la consommation d'oxygène, c'est-à-dire de façon idéale. Ceci ne peut évidemment être réalisé que si $t = \infty$, c'est-à-dire *jamais*. Limitons donc nos exigences à 1 % ¹⁾. La condition sera alors :

$$K. a. dt = 100. \frac{K. \gamma. s.}{760} \cdot \left(p' - p + \frac{a. 760}{\gamma. s} \right) \cdot e^{-\frac{\gamma. K. s.}{v. 760} \cdot t} \cdot dt.$$

¹⁾ Nous devons bien nous rendre compte que la précision de l'appareil dépend de deux groupes de facteurs, indépendants les uns des autres :

A. Les processus de diffusion de l'oxygène.

B. La mesure des distances parcourues par la gouttelette en rapport avec celles des flacons de contrôle.

Le groupe B est exactement de la même nature que dans les expériences avec des animaux terrestres. Les 1 %, dont je parle ici, se rattachent au groupe A. Les recherches sont encore continuées pour perfectionner la mesure, mentionnée sous B.

Il est clair, que l'appareil fonctionnera d'autant plus parfaitement, que la consommation par l'animal et sa motilité sont plus grandes. Il est, d'après mon expérience, préférable de ne pas l'utiliser pour des animaux aquatiques au-dessous d'environ 15°. Sa précision devient alors inférieure aux procédés classiques,

ou bien :

$$e - \frac{\gamma \cdot K \cdot s}{v \cdot 760} \cdot t = \frac{a \cdot 760}{100 \cdot \gamma \cdot s \cdot \left(P' - P + \frac{a \cdot 760}{\gamma \cdot s} \right)}$$

D'après la définition, P' représente la pression initiale de l'oxygène dans l'eau, c'est-à-dire au moment où il est en équilibre avec l'air. $P'-P$ est donc zéro.

Notre formule compliquée se réduit alors à :

$$t = - \frac{v \cdot 760}{\gamma \cdot K \cdot s} \ln \frac{1}{100} \quad (8).$$

Nous voyons, ce qui doit d'abord être étonnant, que t ne dépend en aucune façon de la grandeur de la consommation. Or, on comprend que pour un animal à consommation grande, le ΔP nécessaire sera plus grand. D'autre part et pour la même raison, l'animal sera capable d'établir une telle différence dans un temps plus court. Les calculs nous ont montré que ces deux facteurs se balancent.

Voyons encore si la formule, dérivée avec tant de détours, obtenue d'une manière assez compliquée, satisfait à nos exigences de logique élémentaire. D'abord le t deviendra plus court si la surface s est plus grande ou si le γ pouvait être plus grand (dans le cas d'un autre gaz que l'oxygène).

Le rôle du volume de l'eau et du K ne semble pas très clair. Rappelons-nous maintenant la formule du départ pour l'eau (voir la p. 42). Il est clair que $\frac{v}{K} = \frac{g}{p}$ on comprend facilement le rôle de ces deux facteurs dans le calcul de t .

Pour trouver t à l'aide de la formule (8), nous exprimons nos constantes en cm. Le chiffre 760 doit évidemment rester exprimé en mm., parce que nous avons calculé K en supposant qu'on exprimait les pressions en mm. de mercure. Nous trouvons ainsi pour t : **6 min.**

A fortiori, on voit qu'une heure et demie suffiront.

A côté de ces considérations théoriques, nous avons pu encore vérifier notre méthode expérimentale. Pour avoir une idée nette de tout ce qui se passe dans l'appareil, nous avons pris des lectures de la position de la gouttelette toutes les demi-heures. La gouttelette était toujours introduite dans le tube après une période d'attente. Au moins trois quarts d'heure avant le commencement de l'expérience les flacons se trouvaient dans l'appareil, qui avait été chauffé à un degré plus haut que celle de l'expérience. On le laissa alors se refroidir très lentement, en même temps les flacons prenaient la température du bain. Si on introduisait la gouttelette avant que l'équilibre se fût établi, elle sortait immédiatement du tube capillaire en raison de la dilatation du gaz. A deux ou trois dixièmes de degré au-dessus de la température désirée on introduisait la gouttelette ¹⁾ qui par conséquent se trouvait à une

¹⁾ Celles des flacons de contrôle sont introduites un peu plus tôt afin de les avoir au milieu du tube au commencement. Ceci est nécessaire en cas d'un mouvement rétrograde à cause d'une chute de pression barométrique.

extrémité de la partie horizontale du tube au début de l'expérience. Les lectures, prises toutes les demi-heures, étaient indiquées sur du papier millimétré, les courbes ainsi obtenues étaient comparées à celles des flacons de contrôle.

De cette façon on a pu s'assurer que dans les cas normaux, elles ne montrent aucun écart systématique avec une droite, toute correction ayant été faite. Ceci constitue donc la *preuve expérimentale* de l'exposé précédent. Il est clair que si l'équilibre n'avait pas encore été atteint, on aurait une ligne courbe, correspondant à la première partie de la courbe de la Fig. 4. De plus, si il y a une trace d'eau dans le tube, on verra immédiatement que l'expérience ne vaut rien. En troisième lieu, on peut facilement calculer la consommation en indiquant le mouvement moyen en traçant une ligne droite entre le point initial et le point final, faisant la même chose avec le flacon de contrôle correspondant et en ajoutant ou déduisant ce mouvement de l'autre. Sur un tableau étalon on lit alors immédiatement la quantité d'oxygène consommée par heure.

Une troisième preuve que l'appareil indique bien la consommation, telle qu'elle est, est obtenu en comparant les chiffres avec ceux obtenus par une autre méthode. Ils sont du même ordre de grandeur.

Quelques détails sur la technique de l'appareil peuvent être utiles à ceux qui voudraient en faire usage. Il est absolument nécessaire de nettoyer et de dessécher chaque jour les tubes capillaires par l'éther et un courant d'air. On doit nettoyer très soigneusement les flacons à respiration chaque jour et mettre de la vaseline entre le couvercle et le flacon. On doit aussi s'assurer que la couche de vase-

line est homogène et libre d'eau. D'ailleurs, s'il y a une fuite, la gouttelette sort du capillaire en quelques minutes. Il est nécessaire de renouveler la lessive chaque jour et d'éviter que même une seule goutte tombe dans l'eau. Cela suffit à tuer les animaux. Pour la même raison il ne faut pas que la goutte de pétrole entre dans le flacon. Il est bon de laver le poisson en le mettant dans une grande quantité d'eau fraîche avant de le remettre dans son flacon numéroté. Il est nécessaire de vider le thermostat chaque jour afin qu'il ne puisse se salir. Les flacons de contrôle sont indispensables ; en effet, des variations d'un dixième de degré C., des changements de pression atmosphérique, qu'on ne peut pas lire sur le baromètre, donnent lieu à des mouvements très appréciables. Si le vent souffle sur les fenêtres, on voit parfois toutes les gouttelettes aller et revenir d'un bond. Cette même élasticité parfaite nous permet de vérifier à chaque moment si les tubes sont secs ; quand on souffle légèrement au bout du tube, la gouttelette doit revenir exactement au même endroit.

Pour ces expériences, j'ai employé différentes espèces d'animaux : D'abord les carpillons, mentionnés plus haut, et des épinoches (*Gasterosteus aculeatus*. L. et *pugniti*us. L.), comme espèces du pays. Comme poissons tropicaux j'ai surtout employé des individus jeunes de *Barbus conchoni*us. BUCH et de *Xiphophorus Helli*ri. HECK.

Le *Barbus*, provenant des Indes, fait partie de la famille des carpes. Dans leur pays d'origine ces poissons ont parfois une longueur de 16 cm., chez nous ils ne dépassent que rarement les 6 cm. Les exemplaires dont je me suis servi sont de 2-3 cm. Les *Xiphophorus* sont de très jolis petits poissons, appartenant aux Cyprinodontidae, une famille exclusivement tropicale, dont la plupart des représentants provient d'Amérique. Cette espèce est surtout connue par l'appendice étrange des animaux mâles, d'où le nom grec.

Les expériences faites avec l'appareil de DIRKEN

ont eu un double but. Nous avons vu que, au point de vue statistique, la consommation d'oxygène par les poissons suit la loi de VAN 'T HOFF. Il sera intéressant de vérifier si cette constatation a une valeur biologique, autrement dit, si elle s'applique aussi à un individu pris en particulier. Si cela n'est pas le cas, il est évident que notre constatation n'est qu'une abstraction plus ou moins arbitraire. D'autre part, j'ai voulu voir si en opérant d'une façon différente de celle employée dans les expériences mentionnées plus haut, on obtiendrait des résultats différents.

Avant tout, je tiens à faire remarquer que les poissons ne sont pas un sujet très favorable pour de telles recherches en raison de la très grande irrégularité que présente leur métabolisme, du moins quant à leur consommation d'oxygène. Si on examine un même poisson, d'un jour à l'autre, dans des conditions extérieures aussi « identiques » que possible, des variations de 100 % ou 200 % ne sont pas rares. Même d'heure en heure on peut observer des variations qui, bien que d'un autre ordre de grandeur, sont pourtant assez considérables ¹⁾. Ces variations sont mises en évidence : 1°. Par de simples expériences faites sur des poissons placés dans un vase fermé ; on détermine alors leur consommation par la méthode de WINKLER — j'ai des centaines d'observations de la sorte — ; 2°. A l'aide de l'appareil décrit dans la pre-

¹⁾ Les chiffres donnés plus bas sont toujours des moyennes de 4 ou 5 heures d'expérience.

mière partie de ce mémoire — si l'on enlève successivement à des périodes déterminées les quatre flacons échantillon, il n'y a jamais une relation exactement linéaire entre les quantités d'oxygène — ; 3°. Avec l'appareil décrit dans la deuxième partie de ce travail. Il est donc impossible qu'il s'agisse d'une faute de méthode.

Bien qu'on puisse indiquer quelques causes de cette irrégularité, il est évidemment impossible d'être maître de tous les facteurs qui influent, comme on le verra plus loin ; il s'ensuit donc une source d'erreurs qu'on doit compenser en augmentant le nombre des observations.

Quant aux différences qui existent entre des individus différents, même s'ils sont de la même espèce, on sait qu'en général le métabolisme varie en raison inverse de la taille de l'animal. Ceci s'explique très facilement pour les animaux à sang chaud par la perte de chaleur par radiation. La formule connue de MEEH: $S = K \cdot P^{2/3}$ s'applique à ce cas, mais avec un certain écart, comme l'a démontré LAPICQUE (23).

Pour les animaux poecilothermes les phénomènes ne sont pas aussi simples, quoique en général la règle semble valable ¹⁾. Si on compare aux miens les chiffres obtenus par KNAUTH (19) sur les carpes, on en observe un exemple. Cet auteur a employé qua-

¹⁾ Voir à ce propos les mémoires de BUYTENDYK (6 et 7) et de MONTUORI (28).

tre poissons de grande taille, pesant au total 2 K. G. 5, c'est-à-dire environ 600 grammes chacun. Les miens ne pesaient que quelques grammes. A 15° les grands poissons ont une consommation d'à peu près 113 cm³ d'oxygène par K.G.-heure, les miens, ainsi qu'il résulte du tableau 1, consommaient à cette température 156 cm³.

Mais toutes les différences observées ne peuvent certainement pas s'expliquer de cette façon. Par exemple, pour les deux *Barbus* du tableau 5 qui pèsent respectivement: I. 643 mgr. et II. 305 mgr., bien que le plus petit ait la plus grande consomma-

TABLEAU 5

Consommation d'oxygène par K.G.-heure en cm³
de deux *Barbus* à 25°.

I.	II.
275	480
297	488
318	591
266	628
245	621
Moyennes : 280	562

tion, il me semble cependant qu'on ne pouvait guère s'attendre à trouver de si grandes différences d'après l'écart seul des poids. D'ailleurs, on rencontre aussi très souvent le phénomène inverse. On ne peut donc guère qu'admettre que ces écarts tiennent en réalité à des différences individuelles, soit déterminées par une différence de motilité générale, soit de la nature de celles que DIRKEN a mis en évidence chez

l'homme dans ses recherches sur les échanges gazeux dans le canotage.

Or, on trouve des variations du même ordre de grandeur pour le même individu à des jours différents. Le tableau 6 en donne un bel exemple. De tels chiffres ne sont nullement extraordinaires et quelquefois on rencontre même des écarts qui sont encore beaucoup plus grands.

TABLEAU 6

Consommation d'oxygène par K.-G.-heure en cm^3
d'un *Barbus* à 25°

220
164
142
230
325
230

Entre le troisième et le cinquième jour on voit ici, par exemple, une différence de 100 %.

Voici encore les résultats de quelques expériences que j'ai faites comme vérification au Laboratoire de Physiologie Générale de la Sorbonne. Une petite carpe de 6.15 gr. a eu, dans trois expériences successives, sans apport d'aucune nourriture, une consommation de 68.0, 69.1 et 33.4 cm^3 d'oxygène par K.G.-heure à 15° , on lui donna alors un peu de nourriture, le lendemain la consommation était de 91.8 cm^3 . Pour une autre carpe de 8.39 gr. on a obtenu comme chiffres avant la nourriture : 53.0, 73.0 et 72.3 cm^3 ; après nourriture : 92.2 cm^3 . Un pois-

son chat (*Amiurus nebulosus*. Raf.), de 1.84 gr., donna : 60.0, 59.9, 179.7, 171.3, 104.8 et 65.9. Dans les trois expériences, 1, 2 et 6, l'animal était à peu près immobile.

Il est clair que les différences observées entre les divers animaux et chez un même animal, suivant le jour, doivent en grande partie être expliquées par des différences de motilité générale. Même chez l'homme, beaucoup plus délicatement réglé, le métabolisme pendant la marche indiqué par exemple par la production de CO_2 , est quatre fois plus grand qu'au repos. Or, les phénomènes sont compliqués ici par la production constante de chaleur et il est évident que

$\frac{X A + B}{A + B} < \frac{X A}{A} = X$. Pourtant il est étrange que ces différences ne disparaissent pas, si on étudie l'animal pendant un temps assez long, quatre heures ou plus. Et dans quelques expériences, faites avec la méthode de WINKLER, dans lesquelles j'ai patiemment observé l'animal, j'ai pu constater que, même s'il ne présente pas d'autres mouvements que ceux qui ne cessent jamais, on trouve néanmoins quelquefois des différences assez considérables.

M'appliquant à trouver une explication de cette étrange irrégularité, j'ai fait quelques observations qui peuvent nous orienter dans la résolution de ce problème. On ne pourrait, d'ailleurs, vérifier l'hypothèse expérimentalement que par des procédés que je ne saurais indiquer.

J'ai remarqué, notamment, que certains jours il

y a très brusquement un abaissement ou une hausse de la consommation d'oxygène chez tous les animaux en expérience, d'espèces différentes. Prenons l'exemple du 6 octobre 1922 :

TABLEAU 7

Consommation d'oxygène par K.G.-heure en cm^3
sur deux jours successifs par un nombre de poissons.

DATE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
5/10	42	39	107	56	36	41	117	54	159	77
6/10	120	68	203	238 ! Erreur ?	92	125	119	112	167	70
Poissons du pays					Poissons tropicaux					

Cette journée marquait le commencement de la saison froide. Après un abaissement, d'ailleurs passager, la veille, le baromètre remonta brusquement et un vent du Nord fort et très froid changea le temps. Pendant cette même journée le phénomène s'est montré aussi dans une expérience avec l'appareil des études en masse : j'ai marqué le chiffre dans le tableau 1.

Il n'y a pas lieu d'entrer dans une discussion détaillée du phénomène, il suffira de faire les constatations suivantes : 1°. le cas signalé n'est pas le seul que j'ai observé ; 2°. chez les poissons tropicaux le phénomène est toujours plus tardif à se montrer que chez les poissons indigènes ; 3° les pêcheurs à la ligne savent par habitude que dans certaines condi-

lions atmosphériques les poissons ne mordent pas ¹⁾. En particulier le vent du Nord joue un rôle mystique dans leurs intuitions ; 4°. on remarque souvent un rythme simultané dans toute une série d'animaux en expérience comme on le voit dans le tableau 8.

TABLEAU 8

Variation simultanée de la consommation
par quelques poissons sur des jours successifs

1	2	3	4
69	155	269	121
34	101	100	38
41	107	211	200
(78)	97	109	70
Animal nourri			

Quoique ces quelques données semblent indiquer une influence des conditions atmosphériques sur le métabolisme, il est évident que ce n'est guère autre chose qu'une hypothèse très vague, *d'autant plus que toute une série d'expériences faites dans le but d'étudier l'influence possible de la pression atmosphérique sur la consommation d'oxygène* ²⁾ ne nous a pas fourni de données positives.

Le temps doit agir probablement dans ces divers cas de façon à augmenter la motilité.

¹⁾ J'ai choisi comme exemple le 6 octobre, parce qu'ayant demandé l'avis d'un pêcheur, il m'a répondu que c'était une « mauvaise journée ».

²⁾ Avec un appareil où on pouvait régler cette pression au moyen d'une colonne de mercure.

Un autre facteur qui joue aussi un rôle très important, est la nourriture et l'état général de l'animal. Dans le but d'avoir une idée concrète sur l'importance de ce facteur, j'ai affamé une de mes petites carpes pendant une semaine. Durant cette semaine sa consommation d'oxygène, commençant par 200 environ, a progressivement diminué de plus en plus, avec des variations considérables, et irrégulières, arrivant finalement à un certain « niveau minima ». Le tableau 9 nous donne les chiffres des trois jours qui ont précédé et qui ont suivi le moment où une nourriture abondante fut de nouveau donnée. Même au troisième jour on voit encore l'influence de la nourriture.

TABLEAU 9

Influence de la nourriture					
48	48	48	154	III	63

Pour cette raison, j'ai dès lors rationné mes animaux, en donnant à chacun deux, plus tard trois ou cinq, mais toujours le même nombre, daphnides par jour.

La sécrétion d'oxygène dans la vessie natatoire peut aussi être une cause d'irrégularités. On sait depuis les recherches de MOREAU — voir TRAUBE-MENGARINI (40) — que l'air dans cet organe, se compose de 80% ou plus d'oxygène et que si on le vide, la restitution de l'air a lieu exclusivement par l'oxygène.

Toutes les complications que je viens d'énumérer, m'ont rendu cette étude excessivement difficile. Si j'ai pourtant quelques phénomènes intéressants à décrire, c'est parce que j'ai suivi un certain nombre d'animaux pendant des mois, remplaçant toujours ceux qui semblaient malades.

J'ai déjà indiqué à la page 31, les précautions prises dans les expériences de la première partie. Or, il se présente des phénomènes de toute autre nature, lorsqu'on procède d'une façon différente. Considérons le cas suivant qui est très clair :

1° Un certain nombre d'animaux était d'abord étudié pendant une semaine à 25°, pendant une autre semaine à 20°, puis à 15° et à 10°. Après cela on a déterminé leur consommation à 30°. Les poissons indigènes ne pouvant supporter cette température, même pour quelques heures, l'expérience a été faite sur des poissons tropicaux, notamment le *Barbus*.

Je reviendrai plus tard — 2 — sur ce qu'on observe à 15°; voyons d'abord ce que nous avons vu aux températures plus élevées.

A 25°, une moyenne d'à peu près 50 (animaux-heures) nous a donné le chiffre 560 cm³ par K.G.-heure. A 20°, ce chiffre était 232, ce qui nous donne un Q₅ de 2.41, du même ordre de grandeur que ceux obtenus auparavant.

Après leur séjour à 15° et à 10°, j'ai obtenu à 30°, comme moyenne de 32 (animaux-heures) le chiffre

406, donc plus faible que celui à 25°. Il nous donnerait un coefficient de température γ 4.

Voilà un fait qui paraît très étrange quand on veut à toute force défendre la validité de la loi de VAN 'T HOFF. Il apparaît d'une façon tout à fait nette, que « l'histoire antérieure » de l'animal est un facteur important en ce qui concerne la grandeur réelle d'une fonction vitale à une température donnée.

Le fait, que dans beaucoup de cas la loi de VAN 'T HOFF s'est montrée rigoureusement valable, est dû aux conditions des expériences qui étaient semblables à celles des expériences de la première partie de ce travail.

2°. Voyons ce qui se passe si l'on étudie des animaux d'abord, par exemple à 20°, puis à 25° et ensuite à 15°.

Les poissons, dont il s'agit ici, sont avec une seule exception, des *Barbus* ou des *Xiphophorus*, qui n'avaient pas montré le phénomène 6°.

Les premiers jours de l'étude à 15°, les chiffres trouvés pour la consommation d'oxygène sont plus élevés qu'on pourrait s'y attendre. En effet, quelques-uns de ces chiffres étaient même plus grands que ceux obtenus il y a quelques semaines dans la dernière expérience à 20°.

Le tableau suivant 10 représente les Q_{10} entre une moyenne des quatre derniers jours à 25° et le premier jour à 15°.

TABLEAU 10

Q₁₀ entre 15° et 25° (Voir le texte).

1	2	3	4	5	6	7
2.12	1.39	1.05	2.24	1.07	1.24	3.06

On voit nettement que tous ces Q₁₀ sont de l'ordre de grandeur d'un Q₅ ou même plus petits, sauf pour l'animal 7. Or, ce poisson, une carpe, est de ceux que j'avais employés pour des expériences d'accoutumance au froid dont je vais parler. Loin de rendre l'interprétation moins certaine, ce fait confirme la théorie.

Dès le premier jour la consommation s'abaisse rapidement et régulièrement pour tous les animaux, sauf pour 7, pour lequel elle s'augmente même un peu. Comme exemple typique je donnerai dans le tableau 11 la consommation de l'animal 4, un petit *Barbus*.

TABLEAU 11

Voir le texte.

257	287	298	364	//	135	115	36
-----	-----	-----	-----	----	-----	-----	----

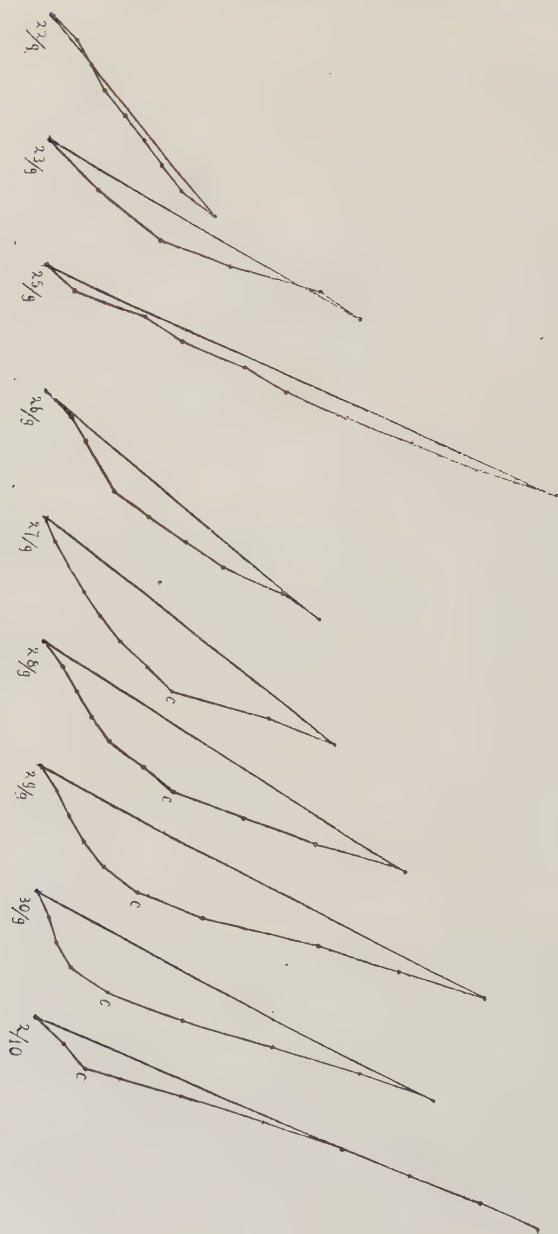
3°. J'ai étudié aussi ce qui se passe, si nous mettons nos animaux dans une glacière durant les intervalles entre deux expériences à 25° ou 20°. Pour des raisons pratiques — il est toujours beaucoup plus facile de chauffer les appareils que de les refroidir —, j'ai surtout travaillé à 15°, 20° et 25°. Pour avoir un contraste on gardait les animaux dans la glacière

L'effet de ce séjour à une basse température était

très marqué. Dans tous les cas il se produit un abaissement progressif très prononcé, quelquefois précédé par une légère augmentation pendant les premières journées. Je ne citerai que le cas d'une carpe qui a successivement montré le phénomène à 20° et à 25°. La moyenne de quatre jours « normaux » était 170 à 20°. Pendant quatre jours ensuite dans la glacière, on a obtenu les chiffres suivants à cette même température : 64, 35, 92 et 81. On a alors commencé l'étude à 25° ; la première journée donna 155, plus bas que le chiffre « normal » à 20°, mais encore plus haut que ceux à 20° dans des conditions identiques. Après cela, la consommation descendait de la matière typique, c'est-à-dire en oscillant : 155, 161, 119, 145, 151, 67, 59, 31, 46, 31.

Comme je viens de le dire, ce phénomène se montre chez tous les animaux. Il y a pourtant une seule exception et ce cas me semble être spécialement convaincant pour démontrer aussi bien la délicatesse extrême de l'appareil que la nature compliquée des phénomènes dont nous avons entrepris l'étude.

3° b. Il s'agit d'une petite épinoche de 655 mgr., étudiée à 20° et gardée dans la glacière pendant les intervalles. L'animal commença par montrer le phénomène typique, c'est-à-dire une augmentation de la consommation dans les trois premières journées, puis un abaissement qui semblait devenir de plus en plus grand. Soudainement on vit la consommation recommencer à augmenter progressivement. Voici

FIG. 3. — 1^e cas 5 h.

les chiffres, dont le premier représente un chiffre « normal ».

TABLEAU 12

Voir le texte et la Fig. 5

22/9	23/9	25/9	26/9	27/9	28/9	29/9	30/9	2/10
78	61	117	131	89	83	91	124	110
								176

Une analyse des courbes m'a donné des indications pour l'explication de ce phénomène. Regardons, en effet, la Fig. 5. On voit que les courbes des 22/9, 23/9 et 25/9 sont essentiellement des droites, à part les légères variations de demi-heure à demi-heure, qu'on voit toujours. Dès le 26/9 les courbes commencent à être de plus en plus convexes et une étude des consommations par demi-heure ¹⁾ révèle que dès le 27/9 il y a un point très définitif — que j'ai indiqué par c — où l'animal change le « niveau » de sa consommation. Ce point s'observe après 3 h. 1/2 le 27/9, après 3 h. le 28/9, après 2 h. 1/2 le 29/9, après 2 h. le 30/9 et après une heure le 2/10 ²⁾. Il est donc très évident que ceci doit nous fournir une explication. L'animal montre d'abord

¹⁾ Les distances entre deux points dans mes courbes en sont en quelque façon un indice, étant les hypoténuses d'un triangle rectangle, dont la base est toujours la même et la hauteur la consommation.

²⁾ Le soir du 2/10, l'animal fut mis dans l'étuve à 25° et on le trouva mort le lendemain. J'ai vivement regretté la mort de cet animal qui, par la grande régularité de son métabolisme, m'a montré nombre de phénomènes intéressants. En effet, pour des études individuelles comme celles-ci, il y a une grande différence entre les individus : certains, par leur grande motilité ou bien par d'autres causes, sont très irréguliers et par conséquent difficiles à étudier.

le phénomène 3° d'une façon très claire dans la partie avant c. Brusquement le niveau de son métabolisme change. Ce changement n'est pas facile à interpréter. Il se peut que l'animal ait acquis la capacité de s'adapter de plus en plus vite à la température élevée de l'expérience et de vaincre l'« hystérèse » de son séjour dans le froid. Mais il se peut également que l'animal perde sa capacité de résister à cette température. La dernière alternative serait rendue probable par la mort soudaine après une nuit de séjour à 25°.

Tous les phénomènes que je viens de décrire, montrent une sorte d'effet résultant d'un séjour à une autre température que nous pourrions appeler *hystère thermique*, sans pourtant l'identifier à l'hystère physique avant une étude plus approfondie de sa généralité et de ses manifestations. Dans le mémoire suivant je tâcherai de démontrer qu'on retrouve des phénomènes analogues en étudiant de la même façon la variation de la chronaxie, mesure de l'excitabilité d'un tissu, en fonction de la température.

5°. J'ai crû voir le même phénomène en comparant les chiffres obtenus sur les *Polycentris* — voir le tableau 2 — où j'ai fait deux déterminations par jour à la même température. Le deuxième chiffre est toujours plus élevé que le premier. C'est pour cette raison que j'ai alors calculé les coefficients de température avec les premiers chiffres.

6°. Considérons une autre catégorie de faits. Qu'ob-

servera-t-on si, au lieu de garder les animaux à la température du laboratoire et de les étudier à 20° par exemple, on leur permet de rester à 20° pendant les intervalles des expériences, c'est-à-dire de s'accoutumer à cette température ? Est-ce que la consommation d'oxygène restera sensiblement la même ?

J'ai fait toute une série d'expériences de cette nature. Dans quelques cas je n'ai rien pu observer. Ce que j'explique — voir aussi le renvoi de la page 63 — par la motilité très grande des animaux, qui a masqué le phénomène. La plupart des cas, néanmoins, m'a donné une réponse très nette. Dans le tableau 13 je prend comme exemple deux épinoches — l'une d'elle est l'animal qui m'a servi en 3° b — qui m'ont donné des chiffres à peu près idéaux. Les premiers chiffres sont une moyenne de deux expériences à conditions « normales ». Dès le deuxième chiffre on a commencé d'accoutumer les animaux.

TABLEAU 13

Accoutumance de deux épinoches à la température de 20°

1.	2.	Moyennes
144	131	137
150	143	146
96	99	97
76	48	62
69	90	79
34	41	37
31	33	37

On voit que ces chiffres montrent une petite augmentation au commencement, puis un abaissement progressif.

Ce n'est pas toujours que le phénomène se montre d'une façon aussi rapide et claire, surtout avec les animaux tropicaux, qui semblent réfractaires. Le tableau 14 donne le cas d'un *Barbus* à 25°, où l'on voit un abaissement très lent et qui se produit avec des oscillations considérables — phénomène qu'on observe d'ailleurs très souvent —. Pendant cette période l'animal a toujours reçu une quantité de nourriture suffisante. Il se peut même qu'on ait affaire ici à un épuisement progressif de l'animal qui, en effet, est mort bientôt après.

TABLEAU 14 .

Voir le texte

253 345 301 241 440 424 265 — 230 186 111 142 76 51 95 51

Chez les poissons tropicaux on peut se rendre compte que l'adaptation dont nous parlons ici, n'est pas une chose vague, mais, au contraire, très réelle. Des animaux, qui pendant un séjour antérieur à 17° n'ont rien montré de remarquable, après l'adaptation à 25° ont un « shock » très évident à cette température alors froide. Quand on les plonge dans de l'eau à 17° environ, au bout d'une demi-minute ils commencent à s'agiter, puis montrent un vrai délire et tombent comme morts sur le dos. Après 5 à 10 minutes, les mouvements respiratoires recommencent à être visibles et quelques instants après l'animal reprend son équilibre et se redresse.

7°. Un abaissement de la même nature s'est montré dans quelques autres cas différents. Il s'agit ici d'une série d'expériences faites à la même température (20°), dans les intervalles on laisse les animaux à la température du laboratoire. J'ai vu ce fait

chez deux petits poissons — un *Barbus* et un *Xiphorus* —, qui avaient été gardés à 19°-20° avant qu'on ne commençât à les utiliser. Le tableau 15 nous montre les deux animaux dans des expériences consécutives à 20°. Le chiffre très haut du premier jour doit

TABLEAU 15

Voir le texte

Témoins			
319	435	333	222
107	127	67	96
111	202	58	81
111	143	63	63
156	155	52	39

être expliqué par le fait que les animaux avaient été apportés au laboratoire dans un vase contenant des milliers de daphnides. *Deux autres animaux, témoins, du même lot, maintenus continuellement à 20°, n'ont pas montré le phénomène !*

La constatation de ce fait est plus facile que l'interprétation. Il se peut qu'il s'agisse d'une diminution de la sensibilité au contraste, d'autre part, puisque les animaux sont des poissons tropicaux accoutumés à une haute température, la comparaison avec le cas 3° semble également légitime.

8°. Des phénomènes analogues ont été signalés par l'auteur italien MONTUORI (26, 27 et 29). Quoique il ait procédé d'une façon différente, il me semble intéressant de comparer ses résultats aux miens. Au

lieu de porter brusquement ses animaux en expérience à une température, il les chauffe très lentement, de façon à les faire passer de 10° à 25° pendant une semaine ou plus. Pour ces expériences il a non seulement employé des poissons de divers groupes, mais aussi par exemple *Carcinus* et *Amphioxus*. Il aboutit à la conclusion, qu'un animal hétérothermé, quand on lui donne l'occasion de s'adapter lentement, consomme moins d'oxygène à de hautes qu'à de basses températures. On voit le contraire dans le cas de changements brusques. La diminution du métabolisme qui se produit, doit avoir lieu avec des changements du niveau métabolique de longue durée. Ceci se démontre ainsi. Quand à la fin de l'expérience on ramène brusquement l'animal à la température initiale, il montre là aussi une consommation plus basse, qui persiste pendant quelques jours.

Donnons un exemple : Un *Scyllarus* avait à 14° une consommation de 80 cm^3 par K.G.-heure. Durant huit jours on le chauffe lentement jusqu'à 25° . L'animal consomme maintenant 44 cm^3 . Porté brusquement à 14° (la température du départ) l'animal a une consommation de 30. Après deux jours sa consommation à 14° est de nouveau 60, deux jours après on est revenu au niveau initial de 80.

Dans des expériences sur l'asphyxie, l'animal « adapté » survivait beaucoup plus longtemps. Plus tard ce même fait a été mis en évidence par MONTORI (29) pour des têtards. On trouva un parallèle-

lisme complet avec la résistance contre la narcose, d'où il conclut en faveur de l'hypothèse de VERWORN.

MONTUORI est donc arrivé à la conclusion, *che, contro la comuno opinione, anche gli animali eterotermi possegono dei meccanismi di regolazione del consumo di ossigeno, che altrimenti tenderebbe ad aumentare coll'elevarsi della temperatura*. Quoiqu'en soit l'interprétation, les faits qu'il a observés, s'accordent parfaitement avec mes expériences, mentionnées dans 6°.

Avant de venir aux conclusions, qu'on peut tirer de nos recherches, je veux encore donner une description de la mort de quelques-uns des poissons indigènes à 25° C. Dès le commencement de mon travail j'ai reconnu qu'on ne peut pas maintenir les animaux vivants à cette température qui pourtant ne me semble pas rare pendant l'été dans des eaux stagnantes.

9°. Une description très complète de l'action des hautes températures sur les poissons, a été donnée par MAUREL et LAGRIFFE (25). Ces auteurs ont vu, que si on ramène les animaux, encore vivants, à des températures plus basses, ils survivent. Ceci n'est pas toujours vrai : il y a des cas où la mort est irrévocable. Un séjour de quelques heures à 25° ne nuit nullement aux animaux. Si, au contraire, ils y ont séjourné pendant trois ou quatre jours, il en est autrement. Quand cette fois on les ramène à la température normale, ils meurent tout de même. Dans le cas des carpes, la peau devient noire, une étrange

curvature se montre dans leur dos, ils perdent le sens de l'équilibre. L'animal devient de plus en plus inerte : quand on le met sur le dos, il reste dans cette position. Pourtant il respire encore, mais après deux ou trois jours il meurt. En règle générale, la consommation d'oxygène s'abaisse notablement pendant cette période, elle est beaucoup plus basse que chez les carpes placées à 25° pour quelques heures.

En voici un exemple

153 50 81 35

Quand on ramène l'animal à des températures normales, la mort arrive néanmoins avec les mêmes symptômes :

96 (3 jours « normaux ») 68 (4 jours à 25°) 20 86
41 20

Ces résultats semblent indiquer que la mort n'est pas dûe à des changements « supra-normaux » du métabolisme, mais à des phénomènes de tout autre nature.

Résumé

A l'aide d'un appareil décrit dans la première partie de ce mémoire, on a constaté que d'une façon générale la consommation d'oxygène par les poissons suit la loi de VAN 'T HOFF.

Des recherches, dans lesquelles on a procédé d'une façon différente, ont montré, que la grandeur de la

consommation d'oxygène à une certaine température dépend encore d'autres facteurs.

D'abord, on a constaté une influence d'un séjour antérieur à d'autres températures :

1° Des poissons tropicaux, étudiés successivement à 25°, 20°, 15°, 10°, puis à 30°, montrent à 30° une consommation plus basse que la consommation primitive à 25°.

2° Des poissons tropicaux, étudiés à 20°, 25°, puis à 15°, montrent pendant les premiers jours de l'étude à 15°, une consommation plus élevée que celle qu'on pouvait prévoir. Les Q_{10} entre 25° et 15° sont de l'ordre de grandeur d'un Q_5 ou même plus bas. Après cela on voit une diminution très nette pendant les jours suivants.

3° Des poissons indigènes, tenus pendant les intervalles séparant les expériences dans une glacière, montrent un abaissement progressif de leur métabolisme. Une exception très intéressante a été décrite sous 3° b. Ces faits montrent que la température du séjour antérieur a un effet très marqué sur la grandeur d'une mesure physiologique à une autre température. Elles mettent en évidence une sorte d'*hystérèse thermique*.

A côté de cela nous avons pu constater que les poissons indigènes peuvent s'adapter ou s'accoutumer. Dans beaucoup de cas le métabolisme à 20° et 25° peut devenir plus *bas* que normalement (6° et 8°). Ces observations s'accordent très bien avec ceux de MONTUORI, qui a chauffé des poissons progressivement et

constaté que leur métabolisme à 25° était alors plus bas qu'à 14°.

Il est donc très évident que dans la nature, grâce à l'hystérèse en premier lieu, le métabolisme des poissons suivra avec retard les changements brusques de la température de leur ambiance; en second lieu, par leur pouvoir de s'accoutumer, ils auront dans certains cas un métabolisme plus bas pendant l'été qu'à des températures moyennes. Ceci s'accorde bien avec le fait biologique, que les poissons sont très peu actifs pendant des journées chaudes. Un métabolisme très intense les forcerait à chercher beaucoup de nourriture. Dans la nature ce n'est donc pas d'abord la température de l'ambiance qui détermine l'intensité du métabolisme des poissons. Beaucoup plus importante est la quantité de nourriture (voir la p. 57), la motilité et aussi peut-être des facteurs encore inconnus qui nous échappent.

BIBLIOGRAPHIE

1. S. BAGLIONI. Der Atmungsmechanismus der Fische. *Zschr. allg. Physiol.* 7. 177-283. 1907.
2. CHRISTIAN BOHR. Definition und Methode zur Bestimmung der Invasions- und Evasionscoefficienten bei der Auflösung von Gasen in Flüssigkeiten. Werthe der genannten Constanten, sowie der Absorptioncoefficienten der Kohlensäure bei Auflösung in Wasser und Chlornatriumlösungen. *Ann. der Physik und Chemie.* 68 (3) [304]. 500-526. 1899.
3. J. P. BOUNHIOL et A. FOIX. Sur la mesure des échanges respiratoires chez les poissons. *C. R. Acad. Sc. Paris.* 136. 1270-1274. 1903.
4. Voir aussi : *Bull. Scient. de la France et de la Belgique.* 39. 227-305. 1905.
5. J. P. BOUNHIOL. Sur la technique expérimentale des mesures respiratoires chez les poissons. *C. R. Soc. Biol.* 58. 473-475. 1906.
6. F. J. J. BUYTENDYK. On the consumption of oxygen by cold-blooded animals in connection with their size. *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam.* XII. 48-55. 1909.
7. F. J. J. BUYTENDYK. About exchange of gases in cold-blooded animals in connection with their size. *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam.* XIII. 48-54. 1910.
8. W. CRONHEIM. Gaswechsel der Fische. *HANDBUCH DER BIOCHEMIE DES MENSCHEN UND DER TIERE* de CARL OPPENHEIMER. IV. 2. 405-437. 1910. Bibliographie très complète et les recherches de KNAUTHE.

9. M. N. J. DIRKEN. La relation entre les changements de température et la consommation d'oxygène par les animaux à sang froid. *Arch. Néerl. de Physiol.* 7 (Livre jubilaire de H. Zwaardemaker). 126-132. 1922.
10. A. DISSARD. Nouvel appareil destiné à mesurer les échanges respiratoires dans l'habitat aquatique. *C. R. Soc. Biol.* 46. 316-318. 1894.
11. C. DUNCAN et F. HOPPE-SEYLER, Beiträge zur Kenntniss der Respiration der Fische. *Hoppe-Seyler's Zschr. physiol. Chemie.* 17. 165-182. 1893.
12. RICHARD EGE. On the respiratory function of the airstores carried by some aquatic insects (Corixidae, Dytiscidae and Notonecta). *Zschr. allg. Physiol.* 17. 81-125. 1918.
13. R. EGE et A. KROGH. On the relation between the temperature and the respiratory exchange in fishes. *Intern. Revue ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* 7. 48-55. 1914 (cité d'après KANITZ, 18).
14. N. GRÉHANT. Recherches physiologiques sur la respiration des poissons (Extrait d'une Thèse de Paris. 1870). *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* 7. 213-222. 1870-1871.
15. N. GRÉHANT. Nouvel appareil pour l'étude de la respiration des animaux et des végétaux aquatiques. *C. R. Soc. Biol.* 38. 421-425. 1886.
16. H. C. VAN DER HEYDE. On the influence of temperature on the excretion of the hibernating frog, *Rana virescens*. *Kalm. Biol. Bull. Woods Hole.* 41. 249-255. 1921.
17. FÉLIX JOLYET et PAUL REGNARD. Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. *Arch. de Physiol.* 4 (2). 44-63 et 584-634. 1877.
Voir aussi : *C. R. Acad. Sc. Paris.* 82. 1060-1063. 1896.
18. ARISTIDES KANITZ. Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin Gebr. Borntraeger. 1915.
19. KNAUTHE. Voir CRONHEIM (8).
20. AUGUST KROGH. The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals. *Intern. Zschr. physik.-chem. Biol.* 1. 491-509. 1914.
21. A. KROGH. Voir R. EGE (13).

22. TACO KUIPER. Untersuchungen über die Atmung der Teleostier. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 117. 1-108. 1907.
23. LOUIS LAPICQUE. Echanges nutritifs des animaux en fonction du poids corporel. *C. R. Acad. Sc. Paris.* 172. 1526-1530. 1921.
24. ALEXANDER LIPSCHÜTZ. Zur Frage der Ernährung der Fische. Temperaturwirkung. *Zschr. allg. Physiol.* 12. 95-97. 1911.
25. MAUREL et LAGRIFFE. Détermination et action des plus hautes températures compatibles avec la vie de certains poissons. *C. R. Soc. Biol.* 51. 797-801. 1899.
26. A. MONTUORI. Die Regelung des Sauerstoffverbrauches in Bezug auf die äussere Temperatur bei Seetieren. *Ctrbl. Physiol.* 20. 271-275. 1907.
27. A. MONTUORI. Les processus oxydatifs chez les animaux marins par rapport à la température. *Arch. Ital. de Biol.* 59. 140-157. 1913.
28. A. MONTUORI. Les processus oxydatifs chez les animaux marins en rapport avec la loi de la superficie. *Arch. Ital. de Biol.* 59. 213-235. 1913.
29. A. MONTUORI. Asfissia e narcosi. *Zschr. allg. Physiol.* 17. 18-28. 1918.
Je n'ai pas pu consulter les publications de cet auteur dans la *Gazetta Intern. di Medicina.* 1906.
30. A. MOREAU. Sur l'air dans la vessie natatoire des poissons. *C. R. Acad. Sc. Paris.* 57. 816-821. 1863.
31. E. PFLÜGER. Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Respiration der Kaltblüter. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 14. 73-78. 1876-1877.
32. J. B. PIÉRI. Recherches physiologiques sur la respiration des poissons (*Ammodytes tobianus*). *C. R. Acad. Sc. Paris.* 122. 252-255. 1896.
33. A. PÜTTER. Studien zur vergleichenden Physiologie des Stoffwechsels. *Abh. kgl. ges. der Wissench. z. Göttingen. Math.-phys. Kl. N. F.* IV n° 1. 1908.
34. AUGUST PÜTTER. Die Ernährung der Fische. *Zschr. allg. Physiol.* 9. 147-243. 1909.
35. QUINQUAND. Expériences relatives à la respiration des poissons. *C. R. Acad. Sc. Paris.* 76. 1141-1144. 1873.

36. V. REGNAULT et J. REISET. Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes. *Annal. de Chimie et de Physique*. 26 (3). 299-520. 1849.
 37. CH. RICHTER. Influence de la pression et de la température sur l'asphyxie des poissons. *C. R. Soc. Biol.* 35. 584-588. 1883.
 38. CH. RICHTER. Des moyennes en physiologie. *Arch. Néerl. de Physiol.* 7 (Livre jubilaire de H. Zwaardemaker). 31-39. 1922.
 39. LUCIEN ROQUES. Sur la respiration des poissons et la technique employée à son étude. *C. R. Soc. Biol.* 58. 287-289. 1906.
 40. MARGHERITA TRAUBE-MENGARINI. Ueber die Gase in der Schwimmblase der Fische. *Arch. (Anat. u.) Physiol.* 1889. 54-64.
 41. H. M. VERNON. The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature. *J. Physiol.* 17. 277-293. 1894-1895.
 42. H. M. VERNON. The respiratory exchange of the lower marine invertebrates. *J. Physiol.* 19. 18-71. 1895-1896.
 43. H. M. VERNON. The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature. Part II. *J. Physiol.* 21. 442-496. 1897.
 44. L. W. WINKLER. Die Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffs. *Ber. d. D. chem. Ges.* 21. 2843. 1888 et 22. 1764. 1889.
 45. HANS WINTERSTEIN. Beiträge zur Kenntniss der Fischatmung. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 125. 73-99. 1908.
 46. N. ZUNTZ. Ein Respirationsapparat für Wassertiere. *Arch. (Anat. u.) Physiol.* 1901. *Verhandl. Berl. physiol. Gesellsch.* 543-552.
-

B. LA RELATION ENTRE LES CHANGEMENTS DE TEMPÉRATURE ET LA GRANDEUR DE LA CHRONAXIE

Dans le mémoire précédent, j'ai exposé d'une façon générale, le point de vue et l'importance de l'étude de l'influence de la température sur les phénomènes biologiques. Pour le moment, il suffira donc de rappeler ici, que cette influence est très différente dans le cas de phénomènes physiques et chimiques. La valeur d'une constante physique change avec la *température absolue*, à savoir, en général 3. % par degré aux températures ordinaires. Dans le cas des réactions chimiques nous avons la formule

$$\ln \frac{k}{k'} = b \cdot (T - T'), \text{ ou bien}$$

$$b = \frac{\ln k - \ln k'}{T - T'} \text{ ou } k = k' \cdot e^{b \cdot (T - T')} \quad (1)$$

où k et k' sont les vitesses d'une réaction aux températures T et T' et b une constante. Cette formule peut, avec une légère modification, être déduite de celle donnée par BERTHELOT dans les recherches classiques qu'il a faites, avec PÉAN DE SAINT-GILLES, sur la formation des éthers. On voit nettement que dans ce cas le rapport des vitesses de réaction

dépend seulement de la différence des températures et nullement de la grandeur absolue de la température. Le coefficient de température pour un changement de dix degrés, qu'on appelle Q_{10} , sera donc le même partout. Pour la plupart des réactions chimiques il a une valeur qui varie de 2 à 3.

Cette formule ne s'applique pas à toutes les réactions chimiques. Dans ces cas une formule donnée par VAN 'T HOFF peut être appliquée :

$$k = k' \cdot e^{\frac{A}{T \cdot T'}} \quad (2)$$

Ici la constante de température dépend nettement de la température absolue (par le facteur $T \cdot T'$). On voit qu'un abaissement régulier de Q_{10} se produira avec une augmentation de la température.

L'influence de la température sur l'excitabilité n'a été que fort peu étudiée. La plupart des publications se rattachent à la vitesse de conduction de l'influx nerveux, phénomène, qui est entièrement différent et indépendant de l'excitabilité.

GOTCH et MACDONALD (2) ont, en 1896, publié un mémoire relatif à l'action locale de la température sur l'excitabilité au point excité. Leurs expériences ont été faites avec des méthodes actuellement un peu démodées ; on trouve d'ailleurs dans leur travail un grand nombre de constatations qui s'accordent mal avec les conceptions modernes. En ce qui concerne

l'influence de la température dans le cas d'un passage de courant de très courte durée ou bien de décharges de condensateur, les auteurs arrivent à cette conclusion : qu'un froid localisé *augmente* l'excitabilité. Ceci est en désaccord avec les résultats de M. et M^{me} LAPICQUE (8), ceux de M^{le} FILON (1) et les miens.

Il est possible que leurs résultats puissent être expliqués par l'observation suivante due à WALLER (10). Des excitations courtes donnent le seuil à des températures hautes alors qu'elles sont encore inefficaces aux basses températures ; tandis que des excitations longues, efficaces aux températures basses, peuvent ne pas atteindre le seuil aux températures élevées ¹⁾.

En réalité, à cette époque, il manquait une mesure exacte et rationnelle de l'excitabilité, telle qu'elle a été trouvée et définie par M. LAPICQUE en 1909.

La « loi de l'excitation » de DU BOIS REYMOND s'était montrée fausse. Pour des durées assez longues de passage d'un courant il est exact que cette durée est sans importance. Dans ce cas, l'excitation est fonction de la dérivée de l'intensité par rapport à la dérivée du temps :

$$\varepsilon = f\left(\frac{di}{dt}\right). \quad (3)$$

Pour des temps de passage courts, cette durée joue un rôle important. La formule connue de Hoorweg,

¹⁾ Voir aussi la note de M. et M^{me} LAPICQUE (5).

que nous pouvons, pour notre discussion, mettre sous la forme donnée par M. LAPICQUE :

$$v = \beta \left(1 + \frac{\tau}{t} \right), \quad (4)$$

où v est la force électromotrice liminaire, t le temps du passage, β et τ des constantes, représente en réalité la « loi de l'excitation ».

En effet, nous mesurons dans notre dispositif l'intensité du courant par le voltage. La formule de Hoorweg :

$$I = \frac{V}{R} = a + \frac{b}{R \cdot C}, \quad (5)$$

où I est l'intensité du courant, V la force électromotrice, R la résistance, C la capacité et a et b des constantes, est en effet identique à la formule (4), pourvu que nous exprimions β en volts (non en ampères) et que la résistance soit constante — le produit $R \cdot C$ étant proportionnel à t —. Dans la formule (4) nous voyons que pour un temps suffisamment grand $v = \beta$. Cette limite, ce seuil pour un temps indéfini, a été appelé par LAPICQUE la *rhéobase*. Si nous substituons $v = 2 \beta$, nous voyons que $t = \tau$. Ce temps, correspond au voltage double de la rhéobase, est la *chronaxie*. Ces deux *paramètres* de l'excitabilité, β et τ , la rhéobase et la chronaxie, suffisent pour caractériser l'excitabilité d'un tissu. En effet, si, dans la formule (4), nous connaissons β et τ , nous pouvons calculer pour chaque voltage le temps correspondant. Notamment la chronaxie a une importance tout à fait spéciale comme *caractéristique* de l'exci-

tabilité. M. et M^{me} LAPICQUE (4) étudiant un grand nombre d'objets du règne animal, ont dressé toute une échelle de vitesses d'excitabilité, s'étendant d'une seconde au dix-millième de seconde. Cette constante chronologique, ainsi définie, a permis de faire de très nombreuses recherches, mais ce n'est pas ici le lieu de les discuter.

Il n'est pas non plus nécessaire de donner une bibliographie des nombreux travaux qui ont été faits au sujet de l'influence de la température sur la propagation de l'influx nerveux. Comme je viens de le dire, nous avons affaire là à un phénomène de tout autre nature ; le lecteur qui s'y intéresserait trouvera une bibliographie très complète de la question dans le travail de FILON (1).

Il nous reste alors trois travaux, dont un de M. et M^{me} LAPICQUE (5), un autre de M^{le} FILOX (1) et un troisième de L., M. LAPICQUE et G. FILON (8). Ces auteurs ont, pour un grand nombre de muscles et de nerfs, établi d'une façon définitive que la chronaxie est plus grande aux basses températures. Ceci est vrai pour le gastrocnémien et le droit antérieur de la grenouille, ainsi que pour la pince et la queue de l'écrevisse, l'estomac de la grenouille. Le coefficient thermique varie entre 1,3 et 2,6.

Deux travaux de WOLLMAN et LECRENIER (12 et 13), dans lesquels ces auteurs ont étudié le sciatique du chien, n'ont pas beaucoup d'importance pour notre problème, d'une part parce qu'on s'adresse sur-

tout à la conductibilité, d'autre part parce que l'excitabilité est mesurée par le seuil.

Ceci ayant été fait, le problème qui nous intéressera ici, n'est pas la détermination de la grandeur absolue du coefficient de température. Nous n'aborderons pas la question de savoir si l'ordre de grandeur du Q_{10} prouve que l'influx nerveux est un phénomène de nature chimique (SNYDER, propagation). Cela a déjà été très souvent discuté.

Ce qui nous intéressera, c'est de voir si le chiffre exprimant la valeur de la chronaxie à une température déterminée, est une grandeur fixe ou si elle varie suivant des conditions diverses.

Méthode

Les expériences ont été faites sur le muscle gastrocnémien et le nerf sciatique de la grenouille, *Rana esculenta*. L. L'appareil que j'ai employé, est représenté par I dans la Fig. 1. Il se compose essentiellement d'une enceinte *A* et d'une chambre humide *B*. De l'eau, préalablement chauffée ou refroidie au moyen de glace, pénètre dans l'enceinte par *C* et en sort par le siphon *D*. La partie recourbée de *D* était construite de telle façon que l'enceinte restait toujours remplie jusqu'au bouchon. Une pince à vis, attachée au tube en caoutchouc allant du réservoir d'eau à *C*, permettait de régler la vitesse d'écoulement de l'eau ou même de l'arrêter complètement.

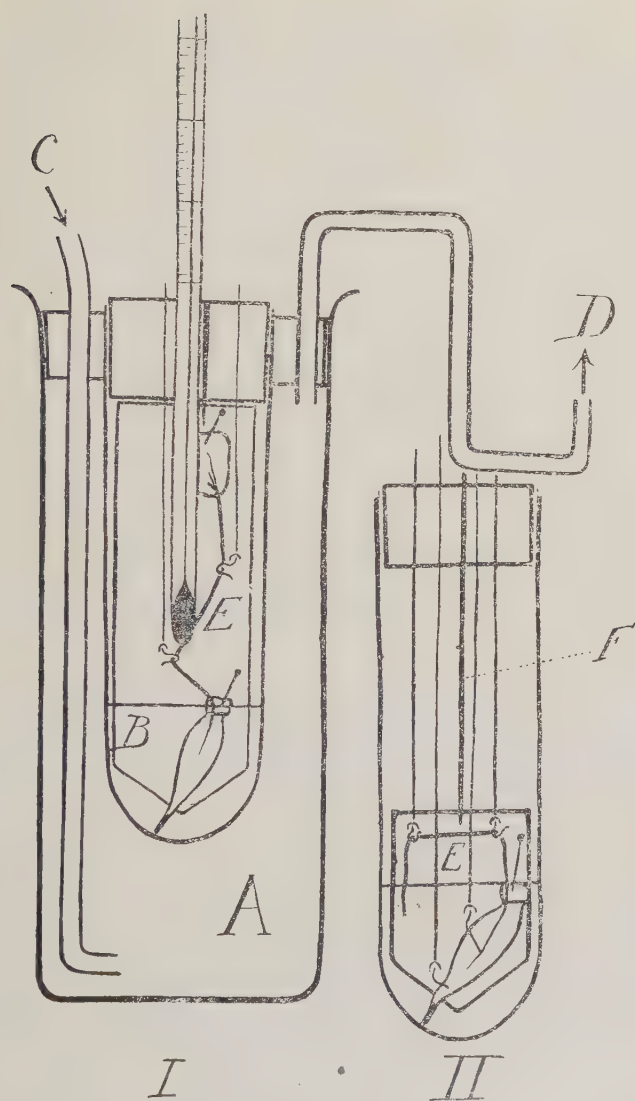


FIG. 1. — Appareil pour l'étude de la chronaxie en fonction de la température.

Dans la chambre humide la préparation était attachée à un morceau de liège *E*. Deux fils d'argent, très minces, entrant par le bouchon, étaient fixés au liège et prolongés en petits crochets sur lesquels reposait le nerf. De cette façon on pouvait observer la préparation sans la toucher et sans modifier le contact du nerf avec les électrodes. L'échauffement et le refroidissement de l'eau se faisaient en dehors de l'appareil lui-même.

Avant de commencer l'expérience on mouilla complètement les parois de la chambre, le liège et le nerf.

Pour les expériences sur le muscle curarisé j'ai modifié l'appareil de la façon indiquée dans II. Dans cette figure on a omis de montrer le thermomètre, afin de la simplifier. Avant de commencer l'expérience on s'assura de la curarisation. Pour avoir la certitude que le muscle resterait à peu près au même « niveau » de curarisation, on trempa pendant les intervalles entre les mesures, la préparation entière dans une solution de curare ¹⁾ très diluée avec de l'eau physiologique.

Pour faire la mesure on soulevait le petit morceau de liège au moyen de l'aiguille à tricoter *F*, à laquelle il était attaché ; en même temps on faisait glisser les quatre fils allant aux électrodes à travers les ouvertures percées dans le bouchon. Cette opération, qui

¹⁾ J'ai employé le curare original du laboratoire, donné par Don PEDRO à Claude BERNARD.

semble assez compliquée, se fait sans aucune difficulté et sans déplacement des électrodes, à cause de la rigidité de l'ensemble.

Afin de pouvoir contrôler la curarisation à chaque instant, j'ai employé deux paires d'électrodes ; deux électrodes étaient piquées dans le muscle — elles servaient à la mesure directe de la chronaxie du muscle —, l'autre paire supportait le nerf. En envoyant de temps à autre de fortes décharges dans le nerf et en constatant que le muscle ne donnait aucune réponse, j'ai pu m'assurer que l'excitabilité étudiée dans ces expériences était vraiment celle du muscle.

Sources d'erreur

L'intervalle entre deux mesures de chronaxie pour une différence de 5° était d'environ un quart d'heure. Il importe de savoir si, en réalité, la température lue sur le thermomètre est celle de la préparation ou mieux, celle de la partie du nerf où se trouve l'électrode effective. Nous savons par les recherches de CARDOT et LAUGIER, que c'est cette région, qui seule importe pour l'excitation nerveuse ¹⁾.

Nous pouvons donc constater que la température de la solution physiologique au fond de la chambre

¹⁾ Voir p. ex. : *J. de Physiol. et Path. gén.* 14. 1912. 476-490 et 737-753, aussi *C. R. Soc. Biol.* 1912. Passim.

humide n'a pas beaucoup d'importance. Pourtant j'ai pu vérifier qu'en effet la température du RINGER et celle de l'air étaient les mêmes dans mes expériences. En plongeant soudainement la cuvette du thermomètre de l'air dans l'eau, on ne constate aucun changement dans la position du mercure. Remarquons encore que la cuvette du thermomètre se trouvait toujours tout près des électrodes, et que MAXWELL, dans des recherches sur l'influence de la température sur la vitesse de la propagation nerveuse, n'a employé que 5-8 minutes pour faire changer la température de sa préparation de dix degrés. Je crois donc qu'il est admissible que la température lue sur le thermomètre est celle du nerf à l'endroit où naît l'excitation. D'autre part, il est impossible d'expliquer les phénomènes que je vais décrire, par une différence de température en plus ou en moins entre le nerf et le thermomètre ; je reviendrai sur ce point à la page 100.

Mesure de la chronaxie

Dans l'introduction nous avons montré que la chronaxie est une mesure de temps, c'est-à-dire qu'elle exprime le temps pendant lequel un courant d'une intensité double de la rhéobase doit passer pour donner le seuil. On peut, en effet, la mesurer comme tel : de nombreux appareils ont été construits dans ce but,

par exemple : le pistolet de WEISS, la pendule de KEITH LUCAS, le chronaximètre clinique de LAPICQUE, etc. On doit pourtant se rendre compte que ces rhéotomes mécaniques sont des appareils d'un maniement très délicat, surtout quand il s'agit de durées de l'ordre d'un millième de seconde et au-dessous, et c'est précisément à des durées de cet ordre que nous nous adressons ici.

Dans la technique usuelle de ce laboratoire on se sert, pour des études comme celle-ci, de décharges de condensateur, qui sont d'une commodité incomparable. On sait que la formule suivante s'applique à ces décharges

$$i = \frac{V}{R} \cdot e^{-\frac{t}{R \cdot C}} \quad (6),$$

dans laquelle i est l'intensité du courant, V le voltage, R la résistance du système et C la capacité du condensateur. On voit clairement que pour le même voltage — supposons pour un moment que la résistance soit constante — le temps de la décharge est proportionnel à la capacité. En effet, on peut trouver une constante qui nous permette de calculer le t directement, étant donné la capacité employée et la résistance du système, comme l'ont montré M. et M^{me} LAPICQUE (7) : on trouve la chronaxie en temps absolu (secondes) en multipliant la *constante de temps* $R \cdot C$ (R en ohms, C en farads) par un facteur constant dans de très grandes limites : 0,37.

On comprend que tout cela n'est vrai qu'à la con-

dition que R soit approximativement constante. Or, nous savons qu'un changement à peine perceptible dans les rapports du nerf aux électrodes, change considérablement la résistance du système. J'ai déjà indiqué que, dans mon travail, je me suis toujours assuré qu'au cours d'une même expérience il n'y avait aucun déplacement du nerf sur les électrodes. D'autre part, il est également bien connu que la résistance d'un tissu, d'un conducteur humide en général, change avec la température. Ce facteur n'est pas du tout négligeable dans nos expériences parce que c'est justement le rapport de la chronaxie, en mesure absolue, avec la température, qui nous intéresse ici. D'ailleurs, la longueur de la partie du nerf employée, ainsi que le contact du nerf et des électrodes varient considérablement. Pour ces raisons et d'autres encore il est nécessaire de déterminer la chronaxie, qui est une mesure absolue de l'excitabilité propre de l'objet, d'une façon indépendante des conditions expérimentales fortuites de l'expérience.

GORCH, dans ce but, a proposé de mettre dans le circuit une résistance très grande par rapport à celle du tissu. Supposons par exemple qu'un muscle ayant une résistance de 3.000 ohms soit placé dans un circuit, dont la résistance totale est de l'ordre de 100.000 ohms. On voit qu'une variation de 30 % dans la résistance du muscle n'affectera la résistance totale que de 1 %.

D'autre part, M. LAPICQUE (9) a décrit un dispositif

dans lequel on arrive au même résultat en shuntant le nerf. Le système électrodes-nerf, dans cet appareil, a une résistance qui est au moins de l'ordre de grandeur de 50.000 ohms et probablement beaucoup plus grande. Or, pour le gastrocnémien de la grenouille, on ne pouvait pas employer une si grande résistance avec une capacité graduée du microfarad au centième du microfarad ; la résistance doit être environ 10.000 ohms. Supposons que nous ayons une résistance instrumentale de 7.000 ohms. Si nous shuntons le nerf avec une résistance de 3.000 ohms, nous voyons que de grandes variations de la résistance du nerf ne causent que des variations infiniment petites de la constante de temps R.C. Ainsi, cette constante est pratiquement indépendante de la résistance du nerf.

Si on veut comparer les chronaxies du muscle et du nerf, on enlève le shunt, la résistance des deux électrodes de fil d'argent et de 5 ou 6 millimètres de tissu musculaire étant à peu près de 3.000 ohms. Dans les expériences sur le muscle curarisé que je décrirai plus loin, j'ai gardé le shunt. De cette façon les valeurs des capacités qu'on obtient ainsi, ne sont pas directement comparables à celles obtenues sur le nerf — c'est pour cela que dans le tableau 4 je ne calcule pas la chronaxie —. D'autre part, la constante de temps sera un peu plus indépendante des variations de la résistance du muscle. Supposons, en effet, de nouveau que notre résistance instrumentale soit 7.000 ohms, celle du shunt 3.000 ohms et celle

du muscle 3.000 ohms. Une variation de 1.000 ohms dans la résistance du muscle (variation qui n'est pas rare), donnera les variations suivantes de la résistance totale : dans le dispositif sans shunt, de 10.000 à 11.000, c'est-à-dire à peu près 10 % ; dans le dispositif avec shunt de 8.500 à 8.700, c'est-à-dire à peu près 2 %. Le désavantage de l'incomparabilité des chiffres sera ainsi compensé par la précision plus grande de la mesure.

Dans mes expériences, je n'ai pas fait usage de résistances de l'ordre de 10.000 ohms, mais de l'autre dispositif, décrit par LAPICQUE dans le même travail. C'est ainsi qu'on doit expliquer, que toutes les valeurs des chronaxies sont un peu trop petites (voir LAPICQUE (9)).

Expériences

Voici la marche d'une expérience. On fait la préparation neuro-musculaire classique du sciatique et du gastrocnémien de la grenouille. Cette préparation est ensuite attachée à l'appareil de la façon indiquée dans la Fig. 1. Dans une première série d'expériences on commença alors par chauffer l'appareil aussi vite que possible à 30° ¹⁾. On mesure ensuite successive-

¹⁾ Je n'ai pas dépassé 30° parce que cette température n'est que de quelques degrés inférieure à la température mortelle pour la grenouille. D'autre part, je n'ai pas essayé de descendre à 0°, parce que cela aurait nécessité un séjour prolongé de la préparation aux basses températures.

ment la chronaxie à 30° , 25° , 20° , 15° , 10° et 5° à des intervalles de l'ordre d'un quart d'heure. Ensuite, par une marche inverse, passant de 5° à 30° , on mesure à nouveau les six valeurs de la chronaxie. On s'était assuré d'abord qu'une telle préparation, laissée dans l'appareil dans les conditions de l'expérience, mais sans changer la température, montrait sensiblement la même chronaxie à la fin de la durée moyenne d'une telle expérience. Bientôt nous avons pu constater qu'une différence systématique existait entre les chiffres obtenus dans les deux séries. Dans une deuxième série d'expériences on partait de 5° pour monter à 30° , puis on descendait à 5° , pour remonter finalement à 30° . De cette façon on disposait de chiffres dans lesquels on avait passé par les 30° de la même façon lente qu'avec les 5° .

J'ai réuni mes chiffres dans les tableaux suivants. Ils représentent le résultat immédiat des expériences, c'est-à-dire les capacités, exprimées en microfarads, qui donnent le seuil avec le voltage double de la rhéobase. Les moyennes sont aussi indiquées en microfarads. A partir de ces chiffres on a calculé la chronaxie en millièmes de seconde (σ) et les Q_{10} .

Une première constatation que nous pouvons faire, c'est que le quotient thermique s'abaisse pour les températures élevées. Dans le mémoire précédent, j'ai déjà discuté l'importance de ce fait ; j'ai parlé de la controverse entre KROGH et d'autres auteurs, parmi lesquels KANITZ, sur la question de savoir si cet abaissement existe. Dans nos chiffres nous

TABLEAU 4
Influence des changements de la température sur la chironaxie

DATE Temp.	23/11	25/11	26/11	27/11	27/11	28/11	28/11	29/11	29/11	30/11	Moyenne	(throu- en σ .	Q_{10}
30°	0.076	0.071	0.057	0.069	0.057	0.040	0.073	0.085	0.070	0.065	0.066	0.123	1.05
25°	0.073	0.073	0.051	0.074	0.053	0.052	0.073	0.081	0.075	0.074	0.068	0.126	1.38
20°	0.094	0.075	0.063	0.113	0.061	0.059	0.081	0.094	0.077	0.082	0.080	0.148	1.60
15°	0.107	0.095	0.070	0.140	0.067	0.087	0.122	0.120	0.095	0.107	0.104	0.187	1.69
10°	0.114	0.131	0.115	0.165	0.089	0.117	0.139	0.157	0.135	0.121	0.131	0.243	2.01
5°	—	0.138	0.150	0.215	0.180	0.190	0.164	0.190	0.168	0.160	0.186	0.344	
3°	—	0.138	0.151	0.215	0.180	0.190	0.164	0.190	0.168	0.160	0.186	0.344	
40°	0.130	0.142	0.093	0.145	0.090	0.082	0.135	0.137	0.123	0.112	0.120	0.222	2.40
15°	0.114	0.090	0.090	0.123	0.065	0.067	0.122	0.120	0.086	0.087	0.096	0.178	1.55
20°	0.095	0.065	0.070	0.097	0.060	0.055	0.120	0.107	0.081	0.085	0.083	0.154	1.34
25°	0.083	0.067	0.057	0.072	0.059	0.052	0.083	0.095	0.070	0.064	0.071	0.131	1.38
30°	0.070	0.064	0.057	0.070	0.052	0.044	0.070	0.086	0.062	0.065	0.064	0.118	1.23

voyons, me paraît-il, un abaissement qui ne laisse aucun doute. On le voit d'une façon singulièrement claire dans la partie supérieure du tableau 1, dans les autres tableaux il est plus ou moins masqué par d'autres phénomènes sur lesquels nous reviendrons aussitôt, pourtant on peut le reconnaître sans peine. D'ailleurs, je ferai remarquer que la même constatation peut être faite sur les chiffres de M. et M^{me} LAPICQUE et de M^{me} FILON. Dans toutes leurs expériences on voit nettement que Q_{10} est d'autant plus petit qu'il est pris entre des températures plus hautes.

On peut encore, dans ces chiffres, remarquer d'autres phénomènes sur lesquels je veux surtout appeler l'attention. Ils forment, en effet, le problème central de cette recherche et j'ai cru devoir, en premier lieu, fixer d'une façon très définitive la nature du phénomène plutôt que de l'étudier sur un grand nombre de sujets. C'est précisément pour cela que j'ai fait et refait la même expérience maintes fois.

Voyons d'abord de quoi il s'agit. Si nous comparons les chiffres pour la grandeur de la chronaxie, disons par exemple à 25°, pour le même muscle pendant ce que nous pouvons appeler la partie ascendante et la partie descendante de la détermination, nous constatons une différence. En d'autres termes, la chronaxie, fonction vitale choisie au hasard, n'a pas la même valeur absolue à 25° quand on la détermine en partant de 30°, qu'en partant de 20°. On pourrait à ce sujet objecter qu'il ne s'agit pas d'une

TABLEAU 2
Influence des changements de température sur la chronaxie

DATE Temp.	7/12	9/12	9/12	11/12	11/12	12/12	13/12	13/12	13/12	15/12	15/12	Moyenne	Chron. en σ	Q_{10}
30°	0.195	0.178	0.160	0.190	0.183	0.180	0.174	0.170	0.170	0.160	0.180	0.177	0.327	1.93
10°	0.120	0.129	0.109	0.115	0.127	0.142	0.131	0.122	0.138	0.138	0.135	0.127	0.235	1.17
15°	0.090	0.112	0.105	0.125	0.135	0.140	0.127	0.115	0.110	0.110	0.112	0.117	0.217	1.42
20°	0.083	0.090	0.085	0.096	0.135	0.115	0.100	0.090	0.087	0.103	0.103	0.098	0.182	1.17
25°	0.060	0.068	0.085	0.096	0.110	0.115	0.090	0.085	0.110	0.090	0.091	0.091	0.168	1.17
30°	0.075	0.066	0.069	0.079	0.077	0.070	0.079	0.078	0.069	0.067	0.067	0.073	0.135	1.35
30°	0.075	0.066	0.069	0.079	0.077	0.070	0.079	0.078	0.069	0.067	0.067	0.073	0.135	0.90
25°	0.065	0.070	0.068	0.075	0.069	0.075	0.075	0.068	0.073	0.053	0.069	0.069	0.128	1.91
20°	0.075	0.095	0.103	0.113	0.085	0.089	0.107	0.123	0.090	0.079	0.096	0.096	0.177	1.72
15°	0.112	0.112	0.131	0.125	0.119	0.149	0.142	0.145	0.109	0.109	0.125	0.125	0.232	1.37
10°	0.140	0.129	0.143	0.170	0.139	0.159	0.155	0.159	0.139	0.139	0.147	0.147	0.272	1.37
5°	0.195	0.175	0.165	0.190	0.165	0.182	0.172	0.180	0.170	0.175	0.177	0.177	0.327	1.44
5°	0.195	0.175	0.165	0.190	0.165	0.182	0.172	0.180	0.170	0.175	0.177	0.177	0.327	1.44
10°	0.120	0.135	0.123	0.120	0.095	0.155	0.126	0.119	0.112	0.120	0.120	0.122	0.227	2.07
15°	0.090	0.105	0.130	0.115	0.089	0.123	0.122	0.103	0.105	0.113	0.113	0.109	0.203	1.25
20°	0.083	0.094	0.115	0.090	0.079	0.110	0.112	—	0.093	0.100	0.097	0.097	0.180	1.27
25°	0.060	0.085	0.090	0.073	0.079	0.105	0.081	0.079	0.089	0.087	0.087	0.083	0.153	1.38
30°	0.070	0.066	0.096	0.083	0.073	0.073	0.085	0.073	0.079	0.070	0.077	0.077	0.142	1.46

différence, qui est essentielle, mais de variations fortuites autour d'une moyenne qui est la même dans les deux cas. De telles variations existent, on peut le voir, çà et là, dans nos chiffres. Mais c'est justement pour cette raison que j'ai répété l'expérience tant de fois, tout en opérant de la même façon. Les variations fortuites qu'on rencontre dans tout phé-

TABLEAU 3

TEMP.	Chronaxie en σ de la première série	Chronaxie en σ de la deuxième série	MOYENNE	Q ₁₀
30°	0.123	0.135	0.129	) 0.97 1.64 1.66 1.51 1.69
25°	0.126	0.128	0.127	
20°	0.148	0.177	0.162	
15°	0.187	0.232	0.209	
10°	0.243	0.272	0.257	
5°	0.344	0.327	0.335	
5°	0.344	0.327	0.335	) 2.24 1.39 1.30 1.39 1.19
10°	0.222	0.227	0.224	
15°	0.178	0.203	0.190	
20°	0.154	0.180	0.167	
25°	0.131	0.153	0.142	
30°	0.118	0.142	0.130	

nomène biologique, sont éliminées par cette méthode tandis que celles qui sont essentielles sont conservées ou même accentuées.

On pourrait encore supposer qu'on avait affaire à des changements durables et irréversibles du muscle ou du nerf pendant l'expérience, changements causés par des imbibitions — les solutions physio-

logiques, quoique très parfaites comme « milieu » pour un tissu, ne sont pourtant pas du tout équivalentes au sang circulant — ou par d'autres processus de détérioration du muscle.

Je ferai observer que cela est impossible : à la fin de l'expérience le muscle donne sensiblement la même chronaxie à la température du départ qu'au début ¹⁾. Regardons dans ce but le tableau 3, dans lequel j'ai réuni les chronaxies moyennes du tableau 1 et de la deuxième et troisième partie du tableau 2 et calculé des moyennes qui représentent ainsi *vingt* expériences. Les chronaxies à 30° au commencement et à la fin ne diffèrent que de deux millionièmes de seconde, c'est-à-dire, à peine 1,5 % de la valeur totale. Au contraire, celles à 25°, par exemple, et à 10°, montrent des différences qui sont dix ou quinze fois plus grandes. Il est évident qu'il est impossible d'expliquer le phénomène autrement que par la constatation que la valeur de la chronaxie à une température déterminée dépend non seulement de cette température, mais aussi de celle à laquelle le muscle avait été porté antérieurement.

Ayant établi l'existence du phénomène, voyons comment il se présente.

A 25°, nous trouvons que le chiffre obtenu dans le cas où nous partons de 30°, est beaucoup plus voi-

¹⁾ Le même résultat fut obtenu, comme je l'ai dit, dans des expériences de contrôle.

sin de celui à 30° que dans le cas contraire. Dans un très grand nombre de cas il est égal à celui à 30° ou même dépasse cette valeur ! (j'ai indiqué ceci en faisant imprimer ces chiffres en caractères gras). Dans les expériences du tableau 1 ces cas sont en minorité. On se souvient que nous avons alors monté brusquement à 30° . Dans les expériences du tableau 2, où on a atteint lentement la température de 30° , ils forment une majorité et le phénomène se montre dans la moyenne, même dans celle du tableau 3.

A 20° , la valeur de la chronaxie est encore plus petite dans le cas de la marche descendante.

A 18° - 19° environ, les valeurs des chronaxies sont égales dans les deux cas, après quoi le phénomène inverse se produit. Je ferai observer que dans le mémoire précédent, j'ai déjà constaté que l'intervalle 15° - 20° semble avoir une importance spéciale pour le coefficient thermique.

Depuis 15° nous voyons que les valeurs pour la marche descendante sont plus hautes que dans le cas contraire. A 5° , elles sont de nouveau égales. Je n'ai pas indiqué ces chiffres par une différence typographique, parce que nous les voyons partout.

Pour mieux illustrer ce qui se passe, j'ajoute les Fig. 2 et 3, qui représentent les deux « marches ». Le trait pointillé est le même dans les deux figures. Il représente la moyenne entre les moyennes de vingt expériences « ascendantes » et vingt expériences « descendantes », une « courbe intermédiaire »,

calculée d'après les chiffres du tableau 3, dont voici les valeurs :

5° : 0.5335, 10° : 0.5241, 15° : 0.5200, 20° : 0.5165,
25° : 0.5134, 30° : 0.5129.

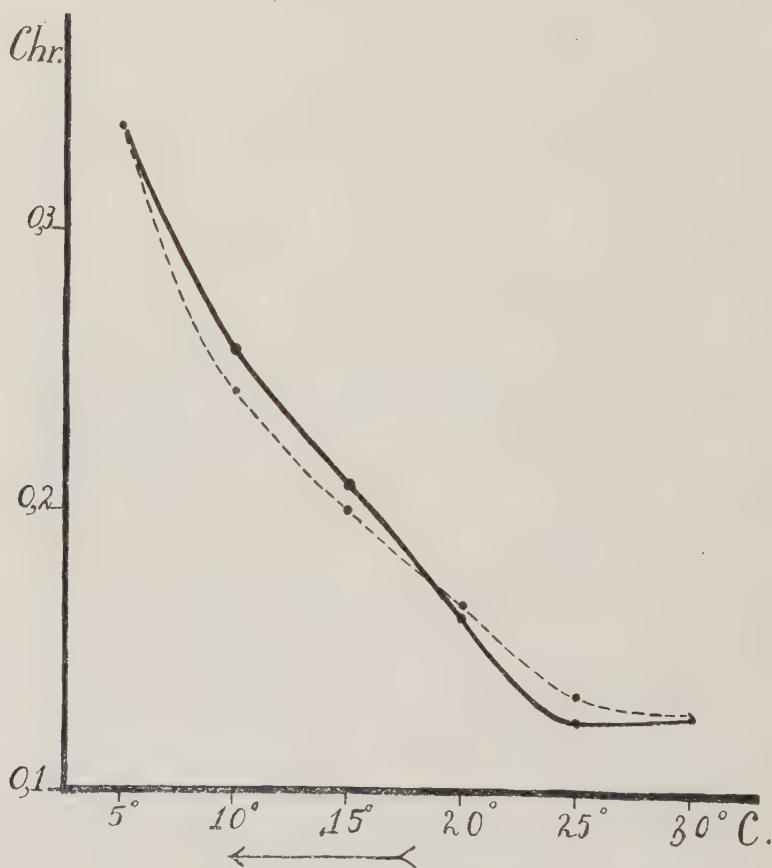


Fig. 2. — Valeurs de la chronaxie dans 1: « marche descendante ».

On peut d'ailleurs encore envisager le phénomène

d'une façon différente. Partant cette fois de 5° , nous voyons qu'immédiatement la courbe « ascendante » s'avance considérablement par rapport à l'autre et par

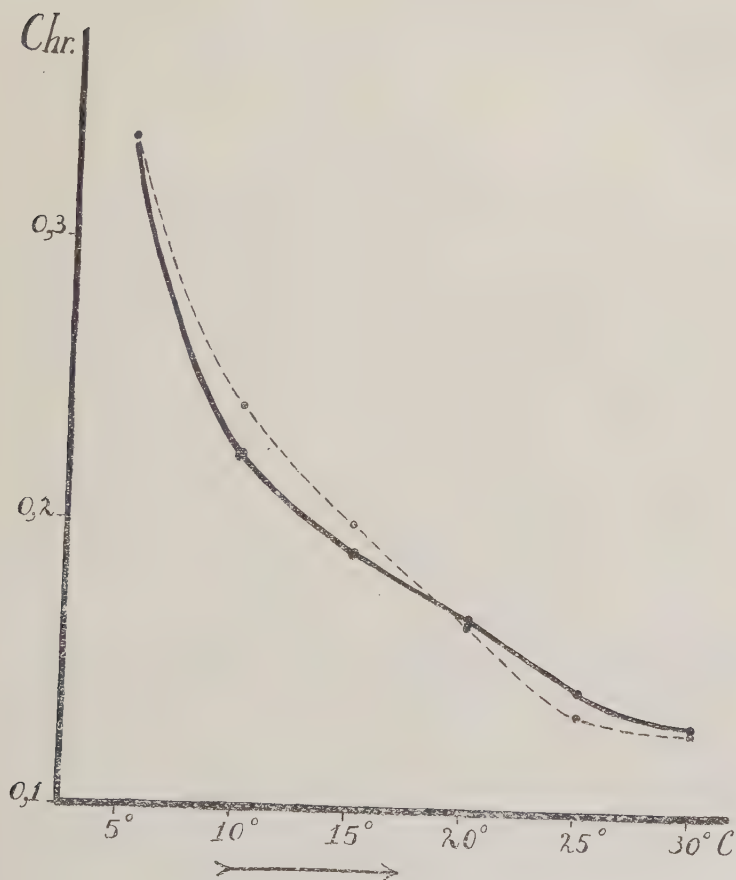


FIG. 3. — Valeurs de la chronaxi dans la « marche ascendante ».

rapport à la « courbe intermédiaire ». En effet, dans les tableaux 1, 2 et 3, nous voyons que la valeur

du Q_{10} de $5^\circ \rightarrow 10^\circ$ est la plus élevée de toutes, même supérieure à celle du Q_{10} de $10^\circ \rightarrow 5^\circ$ ¹⁾. Après cette avance nous voyons que parfois entre $10^\circ \rightarrow 15^\circ$ ou bien $15^\circ \rightarrow 20^\circ$, quelquefois même entre $20^\circ \rightarrow 25^\circ$ les valeurs de la chronaxie ne changent pas du tout. Je n'en donnerai que quatre exemples :

1. Exp. du 28/11, tabl. 1 : $15^\circ \rightarrow 20^\circ$: 0.122 et 0.120.
2. Exp. du 7/12, tabl. 2, 1^{re} partie : $15^\circ \rightarrow 20^\circ$: 0.110 et 0.110.
3. Exp. du 9/12, tabl. 2, 3^e partie : $10^\circ \rightarrow 15^\circ$: 0.123 et 0.130.
4. Exp. du 11/12, tabl. 2, 1^{re} partie : $15^\circ \rightarrow 20^\circ$: 0.135 et 0.135.

Il se produit donc là un véritable plateau. Dans les moyennes ce phénomène ne se montre pas, puisqu'on ne le trouve pas d'une manière constante. La marche générale de la courbe ascendante en devient pourtant plus horizontale, les Q_{10} ont une valeur *inférieure* à ceux de l'expérience descendante. Je reviendrai sur cette question dans la discussion.

Le phénomène ayant été ainsi décrit et discuté, on peut se demander si nous avons affaire à une fonction spécifique du nerf. Ceci est d'autant plus important que les phénomènes, observés chez les poissons, pourraient aussi être d'origine nerveuse. C'est pour cette raison que j'ai répété l'expérience avec des gastrocéphaliens curarisés. J'ai déjà décrit la marche de ces expériences, il suffira donc de donner ici les résultats.

¹⁾ Ceci constitue en même temps la preuve la plus évidente que le nerf n'est pas en retard par rapport au muscle (voir plus haut). Pour 30° on peut ainsi démontrer qu'elle n'est pas en avance,

Les séries de chiffres du tableau 4, qui sont donnés en microfarads de capacité, ne sont pas directement comparables entre eux et avec ceux des autres tableaux, comme je l'ai déjà dit.

Les électrodes étaient piqués dans le muscle ; on comprend que les distances des électrodes variaient largement d'une expérience à l'autre. Aussi l'obser-

TABLEAU 4
Expériences avec des muscles curarisés

Date —> Temp.	5/12	6/12	6/12	7/12
5°	0.179	0.243	0.255	0.179
10°	<i>0.159</i>	0.215	0.219	0.129
15°	0.125	<i>0.130</i>	<i>0.155</i>	<i>0.110</i>
20°	0.089	<i>0.140</i>	<i>0.165</i>	<i>0.110</i>
25°	0.070	0.105	0.123	0.084
30°	0.065	0.098	0.070	0.094
30°	0.065	0.098	0.070	0.095
25°	0.050	0.089	0.070	0.065
20°	0.050	0.127	0.122	0.075
15°	0.125	0.152	0.179	0.112
10°	0.162	0.185	0.180	0.140
5°	0.185	0.220	0.200	0.195

vation du seuil est-elle plus arbitraire et par conséquent plus difficile dans le cas du muscle curarisé, où les fibres se contractent indépendamment les uns des autres.

On n'a fait que quatre séries de déterminations, parce que qualitativement le phénomène s'est montré tout de suite. Quantitativement on ne pouvait pas employer les chiffres, parce qu'après une série de

déterminations le muscle ne revient pas à sa chronaxie initiale. Probablement l'intensité de la curarisation a subi de légères modifications.

Mais les phénomènes dont nous avons parlé existent. Si nous regardons les chiffres après passage par la température de 30° , nous voyons que le phénomène que j'ai indiqué par le type gras, se montre dans les quatre expériences. Nous le voyons même sous une forme accentuée : dans deux cas les chiffres, même à 20° , sont inférieurs à ceux de 30° .

Il est hors de doute que le deuxième phénomène, celui que nous avons appelé le « plateau », se manifeste également. Dans trois de nos expériences on le voit indiqué *par le type italique*. Dans les deux expériences du 6/12, les valeurs obtenues pour les chronaxies à 20° sont *supérieures* à celles à 15° .

Discussion et Résumé

Dans ce travail nous avons, pour la première fois, signalé l'existence et discuté l'importance d'un phénomène qu'on pourrait pour le moment, à défaut d'un autre terme, appeler l'*hystérèse thermique*. La valeur de certaines constantes biologiques à une température donnée, ne dépend pas seulement de cette température, mais montre un effet consécutif à un séjour à une autre température. L'hystérèse n'est pas un phénomène de nature nerveuse, un muscle curarisé le montre tout aussi bien qu'une

préparation neuro-musculaire. Nous en avons aussi trouvé des indications dans l'étude de la consommation de l'oxygène par les poissons. Il nous semble donc que nous soyons en présence d'un phénomène protoplasmique général.

La mesure facile et exacte de l'excitabilité, que nous donne la chronaxie, nous a permis d'en étudier les relations quantitatives pour ce cas. Les Fig. 2 et 3 de ce travail donnent des moyennes de vingt expériences identiques.

Pour autant que j'ai pu m'en rendre compte, l'existence du phénomène n'a jamais été signalée. Cependant on trouve dans la littérature des données qui semblent en indiquer l'existence.

H.-M. VERNON, en 1895, a publié un mémoire dans lequel il faisait la constatation inattendue que la quantité de CO_2 produite par la grenouille entre 2° et 17° était approximativement la même. Après cela elle augmentait progressivement. Ses expériences ont été sévèrement critiquées ; d'abord des élèves de PFLÜGER avaient trouvé une augmentation au fur et à mesure dans cet intervalle, puis d'autres auteurs, *opérant d'une façon différente*, ne pouvaient arriver au même résultat. VERNON a donc refait ses expériences et a dû modifier ses constatations. Cette fois il trouva le « plateau » dans le cas de *Rana fusca* entre 12° et 17° , dans le cas de *R. esculenta* entre 15° et 20° . Dans le petit livre de KANITZ (3) on pourra trouver des critiques sévères de sa façon d'expérimenter. La faute principale serait les brusques chan-

gements de température qu'il faisait subir aux animaux — il les chauffait progressivement de 0° à 30° ou bien il les refroidissait de 30° à 0° —. Par conséquent il y aurait une rétention de CO_2 ou bien une production de CO_2 formée pendant le séjour à une autre température.

« Pour le fait étrange, que l'ordre des variations de la température extérieure aurait une influence sur la zone de la constance, VERNON n'a pas trouvé d'explication satisfaisante (KREHL et SOETBEER. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.* 77. 614. 1899) ». Si, au lieu de critiquer VERNON on avait refait et complété ses expériences, on aurait probablement découvert les phénomènes que je viens de décrire.

NOTE

Quelques observations sur la variation de la rhéobase

Le but de ce travail était d'étudier la chronaxie et je n'ai pas fait une étude détaillée de la rhéobase. Mais comme pour mesurer la chronaxie on doit d'abord trouver et noter cette rhéobase, j'ai pourtant à ma disposition un grand nombre de chiffres, qui semblent indiquer, qu'avec une connaissance plus parfaite que celle que nous avons aujourd'hui du mé-

canisme de l'excitation on pourrait sans doute arriver à une explication rationnelle de la variation des deux paramètres.

La rhéobase, qui en général est un peu plus irrégulière que la chronaxie, montre aussi des valeurs différentes dans les deux « marches » ; les phénomènes, qui me semblent avoir une importance plus générale, sont les suivants :

1°. A mesure que la chronaxie diminue, la rhéobase s'élève. Cette marche inverse des deux paramètres semble être la règle dans beaucoup de cas de modification de l'excitabilité par une action extérieure. CARDOT et LAUGIER en ont réuni beaucoup d'exemples.

2°. Quand dans la marche « descendante » on s'approche de 5°, la rhéobase s'élève soudainement et marche donc parallèlement à la chronaxie. Ceci pourrait expliquer le mécanisme de l'action du froid.

3°. Au « plateau » correspond un abaissement soudain de la rhéobase et un relèvement ensuite.

BIBLIOGRAPHIE

1. GENEVIÈVE FILON. Variation de la vitesse de l'excitabilité avec la température. *J. de Physiol. et de Path. gén.* 13. 19-31. 1910.
 2. FRANCIS GOTCH et J. S. MACDONALD. Temperature and excitability. *J. Physiol.* 20. 247.-298. 1896.
 3. ARISTIDES KANITZ. Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin. Gebr. Borntraeger. 1915.
 4. M. et M^{me} L. LAPICQUE. Durée des processus d'excitation pour différents muscles. *C. R. Soc. Biol.* 57. 501-504. 1905.
 5. M. et M^{me} L. LAPICQUE. Influence d'une variation locale de température sur l'excitabilité du nerf moteur. *C. R. Soc. Biol.* 62. 37-40. 1907.
 6. L. LAPICQUE. Définition expérimentale de l'excitabilité. *C. R. Soc. Biol.* 67. 280-283. 1909.
 7. M. et M^{me} LAPICQUE. Détermination de la chronaxie par des décharges de condensateurs. *C. R. Soc. Biol.* 68. 797-800. 1910.
 8. L., M. LAPICQUE et G. FILON. Variation de la vitesse de l'excitabilité avec la température. *C. R. Soc. Biol.* 68. 925-928. 1910.
 9. L. LAPICQUE. Sur la résistance du circuit dans les mesures d'excitabilité ; dispositif de circuit pour les décharges de condensateurs. *J. de Physiol. et de Path. gén.* 13. 42-50. 1911.
 10. AUGUSTUS D. WALLER. The characteristic of nerve. *Proc. Roy. Soc. London.* 65. 207-223. 1900.
 11. EUGÈNE WOLLMAN et LAMBERT LECRENIER. Influence de la température sur l'excitabilité et de la conductibilité des nerfs chez le chien. *Arch. Intern. de Physiol.* 4. 117-124. 1906-1907.
 12. EUGÈNE WOLLMAN et LAMBERT LECRENIER. Influence de la température sur la conductibilité des nerfs chez le chien. *Arch. Intern. de Physiol.* 5. 318-328. 1907.
-

Conclusion générale

L'influence de la température sur les processus vitaux est de nature différente dans des conditions expérimentales différentes. Les trois points de vue, discutés dans l'introduction de ce travail sont également soutenable pourvu qu'on se rende bien compte que le résultat a été conditionné par la méthode.

La grandeur de la chronaxie aussi bien que celle de la consommation d'oxygène par les poissons dépend non seulement de la température actuelle, mais montre aussi un effet consécutif à un séjour à une autre température (hystérèse). Ce résultat semble indiquer que la température agit sur deux processus, qui en dépendent différemment et dont l'un suit plus rapidement les changements de température que l'autre. La vitesse avec laquelle on change la température peut donc dans certains cas conduire à des résultats entièrement différents. C'est ainsi que nous croyons pouvoir expliquer les expériences de VERNON.

Chez les poissons nous avons vu en plus de ces phénomènes que si on tient ces animaux à la haute

température à laquelle on les étudie, ils s'y accoutument et leur consommation d'oxygène montre un abaissement progressif. Ces expériences sont en accord parfait avec celles de MONTUORI.

L'abaissement du coefficient Q_{10} avec une augmentation de la température, signalé par KROGH, se retrouve d'abord chez divers animaux immobiles, puis aussi pour la chronaxie. D'autre part, si la cause perturbatrice de la motilité entre en jeu, les moyennes de beaucoup d'expériences donnent des Q_{10} , qui ne montrent aucune marche systématique et qui, par conséquent, seraient considérés comme des constantes.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1° L'homme de Piltdown.

2° Les variations brusques chez les végétaux.

Vu et approuvé :

Paris, le 13 mars 1923.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Paris, le 13 mars 1923.

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

P. APPELL.

